Über die Einwirkung niederer Temperaturen auf den Fortgang der inneren Metamorphose bei der Puppe von Vanessa urticae

---

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

einer hohen philosophischen Fakultät

der Albert-Ludwigs-Universität zu Freiburg i. Br.

vorgelegt

von

Waldemar von Schuckmann
aus Krefeld

ACAD. LANDWIRT. BIBL.

Mit 4 Figuren im Text und 2 Tafeln

Leipzig
Wilhelm Engelmann
1909

Der Dekan:

Prof. Dr. OSANN

Der Referent:

Se. Excellenz Prof. Dr. WEISMANN

Meiner lieben Mutter

in herzlicher Dankbarkeit

gewidmet.

Der Verfasser

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41543127_0041

Einleitung.

Als im Jahre 1864 Georg Dorfmeister die Ergebnisse seiner Untersuchungen »über die Einwirkung verschiedener während der Entwicklungsperioden angewendeter Wärmegrade auf die Färbung und Zeichnung der Schmetterlinge« veröffentlichte, betrat er damit als einer der Ersten ein Gebiet der Zoologie, das in der Folgezeit bei vielen namhaften Forschern reges Interesse wachrufen und zu zahlreichen schönen Resultaten bezüglich des Einflusses äußerer Faktoren auf die Ausgestaltung lebender tierischer Organismen führen sollte: Das Gebiet der experimentellen Lepidopterologie. Zwar treten die Forschungen auf diesem Gebiet nach den ersten, grundlegenden Arbeiten von Dorfmeister (1864 und 1879) und Weismann (1875), die beide von dem bei *Vanessa levana-prorsa* regelmäßig auftretenden Saisondimorphismus ausgingen, für einige Zeit wieder mehr in den Hintergrund; in den letzten 15—20 Jahren aber haben sich zahlreiche Forscher — ich nenne nur Fischer, Frings, von Linden, Merrifield, Schröder, Standfuss, Weismann u. a. m. — in meist sehr mühevollen Arbeiten mit der Frage beschäftigt, wie die Temperatur, welcher eine Schmetterlingsart während ihrer Puppenentwicklung ausgesetzt ist, die Gestalt, Färbung und Zeichnung des ausgebildeten Schmetterlings beeinflußt. Es sind vor nicht sehr langer

Zeit (1902 und 1904) zwei Arbeiten von M. v. Linden erschienen, welche in zusammenfassender Weise die Ergebnisse der experimentellen Lepidopterologie zur Darstellung bringen, so daß es sich wohl erübrigt, hier auf alle die Arbeiten aus dem genannten Gebiet, welche bis zum Jahre 1904 erschienen sind, genauer einzugehen. Doch hat auch in den letzten Jahren, seit dem Erscheinen der zweiten v. Lindenschen Zusammenfassung, die Forschung auf diesem Gebiet keineswegs geruht. Während aber die früheren Arbeiten sich in der Hauptsache mit der morphologischen Seite der Frage nach dem Temperatureinfluß auf den in der Puppe sich ausbildenden Schmetterling befaßten, sind die Arbeiten der letzten Jahre, speziell die von M. v. Linden (1904 und 1905) und E. Fischer (1907) im wesentlichen physiologischen Inhalts; sie sollen hauptsächlich der Beantwortung der Frage dienen, wie eigentlich der Temperatureinfluß auf die Gestaltung, Färbung und Zeichnung des Schmetterlings zustande kommt. Außer den beiden eben genannten Forschern hat noch H. Federley neuerdings (1905) eine Arbeit aus dem Gebiet der experimentellen Lepidopterologie veröffentlicht, in welcher nicht nur Färbung und Zeichnung des Schmetterlings, sondern auch die Flügelschuppen Berücksichtigung finden. In allerletzter Zeit (1908) macht auch Frings wieder Mitteilungen über Ergebnisse seiner in den letzten Jahren mit verschiedenen Schmetterlingsarten angestellten Temperaturexperimente.

Das Hauptresultat aller Arbeiten, die sich mit dem Temperatureinfluß auf den in der Puppe sich ausbildenden Schmetterling befassen, ist kurz folgendes: Puppen, welche in geeigneter Weise einer Temperatur ausgesetzt werden, die höher oder tiefer ist als die Temperatur, bei welcher die Puppen normalerweise sich entwickeln, können Falter ergeben, welche hinsichtlich ihrer Gestaltung, Färbung und Zeichnung mehr oder weniger stark von ihren unter normalen Temperaturbedingungen ausgebildeten Artgenossen abweichen. Die auf solche Weise entstandenen abweichenden Falter pflegt man nach folgenden Gesichtspunkten einzuteilen: Man bezeichnet Falter, welche durch eine von der normalen nur mäßig abweichende Temperatur abgeändert sind, als Variationen oder Varietäten, und zwar, je nachdem sie durch erhöhte oder erniedrigte Temperatur hervorgebracht sind, als Wärme- bzw. als Kältevarietäten. Von unsrer *Vanessa urticae* z. B. entstehen, nach E. Fischer (1907), Varietäten bei Temperaturen von etwa + 35° C. bis + 41° C., sowie von 0° bis + 10° C. Zum Unterschied von diesen Varietäten werden die bei noch mehr erhöhten oder erniedrigten Temperaturen, nämlich (E. Fischer, 1907) bei + 42° C.

bis + 46° C., sowie bei 0° bis — 20° C. resultierenden abweichend gefärbten Schmetterlinge als Aberrationen, und zwar als Hitze- bzw. Frostaberrationen bezeichnet.

Die ersten Experimentatoren, welche bei etwa + 35° C. bis + 37° C. Wärmevarietäten erhielten, die in genau entgegengesetzter Weise von der Normalform abwichen, wie die bei etwa 0° bis + 10° C. erzielten Kältevarietäten, nahmen auf Grund dieser entgegengesetzten Abweichungen an, daß Wärme sowohl wie Kälte je einen direkten, spezifischen Einfluß auf den in der Entwicklung begriffenen Falter ausübe. Als jedoch E. Fischer bei Wärmeexperimenten mit einer Temperatur von etwa + 39° C. eine Varietät von *Vanessa urticae* erzielte, welche alle Merkmale der sonst nur bei einer Temperatur von etwa + 5° C. entstehenden Varietät, nämlich der *Vanessa urticae* var. *polaris*, aufwies, da glaubte er von der Annahme einer direkten spezifischen Wärme- und Kältewirkung abgehen und statt dessen eine »indirekte, nicht spezifische und dazu noch entwicklungshemmende Wirkung der mehr weniger extremen Temperaturen« (Fischer, 1907) annehmen zu müssen. Gänzlich konnte jedoch Fischer die Annahme einer spezifischen Temperatureinwirkung nicht verwerfen, vielmehr hält er die bei etwa + 35° C. bis + 37° C. entstehenden Wärmevarietäten für ein »spezifisches Produkt« der sie erzeugenden Temperaturen, da sie »nur durch diese und sonst durch keine andre Temperatur erzeugt werden können« (Fischer, 1907).

In seiner Annahme einer nicht spezifischen Einwirkung der Temperaturen von etwa + 36° C. bis + 41° C. sowie von 0° bis + 10° C. wurde dann Fischer noch bestärkt, als es gelang, durch extrem erhöhte Temperatur, also etwa + 42° C. bis + 46° C., genau die gleichen Aberrationen zu erzielen, wie durch extrem erniedrigte Temperatur von 0° bis etwa — 20° C. Mit andern Worten: Auch Hitze und Frost üben auf den in der Puppe sich entwickelnden Schmetterling keine direkte, spezifische Wirkung aus, sondern sie beeinflussen ihn auf indirektem, nicht spezifischem Wege, und zwar beide in gleichem Sinne, so daß durch Hitze die gleichen Aberrationen resultieren wie infolge von Frosteinwirkung.

Doch hat Fischer auch noch auf andre Weise ebensolche Aberrationen erzeugen können wie durch Frost bzw. Hitze und zwar ebenfalls durch Einwirkung äußerer Faktoren auf die Falterpuppen: Solche Faktoren sind in erster Linie verschiedene Narcotica, wie Äther, Chloroform und Alkohol. Sie alle bewirkten, in richtiger Weise zur Anwendung gebracht, daß den Puppen Falter entschlüpften, welche

die Merkmale der typischen Hitze- bzw. Frostaberrationen aufwiesen. Auch dies also wieder ein Beweis für die nicht spezifische Wirkungsweise der Temperatur.

Nun hatte Fischer bereits in seiner ersten Arbeit (1895) die Vermutung ausgesprochen, es möchte infolge der auf die Puppen einwirkenden erhöhten bzw. erniedrigten Temperatur in der Entwicklung des Falters eine Hemmung, bei extremen Temperaturen sogar ein vollständiger Stillstand eintreten, dessen Folge die Variation bzw. Aberration des Schmetterlings sei; und zwar werde durch den Temperatureinfluß ein phylogenetisch älteres Färbungs- und Zeichnungsstadium gehemmt und gewissermaßen fixiert, so daß die Varietäten und Aberrationen als Rückschläge auf Formen früherer Epochen der Erdgeschichte — Fischer nimmt Formen der Eiszeit und des Miocäns an — aufzufassen seien. Die oben erwähnten, durch Narkose der Puppen hervorgerufenen Aberrationen erklärt Fischer auf ganz gleiche Weise, indem er annimmt, daß auch Narkose einen Stillstand der Entwicklung bewirken könne und daß erst infolge dieses Stillstandes die Aberration des Schmetterlings eintrete.

In dieser »Hemmungstheorie« ist E. Fischer im Lauf der Jahre durch die Ergebnisse seiner zahlreichen Versuche immer mehr bestärkt worden und auch in einer seiner neuesten Arbeiten (1907) vertritt er diesen seinen Standpunkt gegenüber den andersartigen Erklärungen und Deutungen, welche M. v. Linden in ihren Arbeiten den durch Einflüsse äußerer Faktoren hervorgerufenen Schmetterlingsvarietäten und Aberrationen zuteil werden läßt.

M. v. Linden ist der Ansicht, daß der Stoffwechsel der Puppen durch Wärme gesteigert, durch Kälte aber herabgesetzt werde, und einem solchen »in normalen Grenzen gesteigerten oder herabgesetzten Stoffwechsel« (1904) entspringen nach ihrer Meinung die Wärme- und Kältevarietäten.

Die Aberrationen faßt M. v. Linden, ebenso wie Standfuss (1898), nicht als Rückschlagsformen auf, sie hält sie vielmehr in Übereinstimmung mit Standfuss für »Neubildungen individueller Natur, individuelle Färbungsanomalien« (Standfuss, 1898). Die Frage, ob diese Färbungsanomalien »sich auf den Bahnen erdgeschichtlicher Entwicklung der Art bewegen« oder nicht, läßt M. v. Linden (1904) noch unentschieden, während M. Standfuss (1898) sie verneint.

Hinsichtlich der Entstehung der Aberrationen infolge der Einwirkung verschiedener äußerer Faktoren auf die Schmetterlingspuppe ist M. v. Linden auf Grund ihrer Experimente und Untersuchungen

auf diesem Gebiet zu folgender Ansicht gekommen: Durch die Einwirkung von Frost sowohl als von Hitze werden in dem Stoffwechsel der Puppen schwere Störungen veranlaßt, die in der Hauptsache in ungenügender Oxydation und in einem Zerfall des Protoplasmas im Puppenkörper bestehen. Solche Stoffwechselstörungen kommen aber, nach M. v. Lindens Ansicht, auch durch die Einwirkung andrer äußerer Faktoren, wie Kohlensäureatmung bei Sauerstoffentziehung, Narkose und heftige mechanische Reizung der Puppen, zustande; daher führen denn auch diese letztgenannten Faktoren zur Bildung derselben Schmetterlingsaberrationen, wie sie durch Temperaturextreme hervorgerufen werden. Denn die erwähnten Stoffwechselstörungen sollen, wie M. v. Linden meint, die eigentliche Ursache der Schmetterlingsaberrationen sein.

Daß v. Linden in ihrer Auffassung der Aberrationen als »individuelle Färbungsanomalien« mit M. Standfuss übereinstimmt, wurde bereits oben erwähnt; hinsichtlich der Art der Entstehung dieser Färbungsanomalien aber ist Standfuss andrer Ansicht als M. v. Linden. Er meint (1898), daß Hemmung der Entwicklung und aberrative Färbung bis zu einem hohen Grade zusammenfallen, daß die »Lethargie«, die Unterbrechung der Entwicklung, eine direkte Folge, die Aberrationen aber nur häufige Begleiterscheinungen des Experiments seien. Die Kälte- und Wärmevarietäten dagegen glaubt Standfuss dem spezifischen Temperaturreiz zuschreiben zu müssen, da er, ebenso wie M. v. Linden, die Möglichkeit der Erzeugung typischer Kältevarietäten durch bestimmte hohe Wärmegrade bezweifelt.

Chr. Schröder geht bei einem Versuch, die Entstehung der Aberrationen zu erklären (1903), von der Annahme aus, daß Aberrationen gegenüber der Normalform stets dunkler gefärbt seien. Er folgert daraus, daß die Aberrationen Formen seien, welche vermöge der Vermehrung ihres dunklen Pigments imstande sind, die durch Frost, Hitze oder andre Faktoren veranlaßte Hemmung ihrer Entwicklung nach Beseitigung des hemmenden Faktors durch verstärkte Absorption von Wärmestrahlen wieder auszugleichen. Mithin will Schröder die Entstehung von Aberrationen auf teleologischem Wege erklären. Wie jedoch Fischer (1907 und 1908) angibt, beruht die Grundannahme Schröders, daß Aberrationen gegenüber der Normalform stets dunkler gefärbt seien, auf einem Irrtum.

Auf die Erklärung, welche Weismann (1902) der Entstehung von Schmetterlingsaberrationen gibt, werde ich unten noch einzugehen haben. Deshalb genüge hier der Hinweis darauf, daß Weismann

eine ganze Reihe von Schmetterlingsaberrationen als Rückschlagsformen auffaßt, so z. B. die Aberrationen von mehreren unsrer heutigen *Vanessa*-Arten, und daß er das Zustandekommen dieser Aberrationen den »Anlagen« zuschreibt, deren Vorhandensein im Keimplasma der betr. Schmetterlinge er annimmt.

Wie aus dem bisher Gesagten hervorgeht, ist nach allem, was die experimentelle Lepidopterologie bis heute gelehrt hat, die Annahme der Entstehung von Frost- und Hitzeaberrationen infolge einer direkten, spezifischen Einwirkung der Temperaturextreme gänzlich aufzugeben. Es handelte sich also, seit diese Einsicht gewonnen war, darum, eine andre Erklärung für die Entstehung der Aberrationen aufzufinden, und mehrere dieser Erklärungsversuche sind oben angeführt worden. Es stehen sich heutzutage im wesentlichen zwei Ansichten gegenüber: Die eine, deren Hauptvertreter E. Fischer in Zürich ist, nimmt an, daß infolge der Einwirkung äußerer Faktoren, wie Temperaturextreme, Narkose u. a. m. ein Stillstand in der Puppenentwicklung eintrete, als dessen Folge die Bildung von Rückschlagsformen, eben der Aberrationen, anzusehen sei. Der andre, hauptsächlich durch M. v. Linden vertretene Erklärungsversuch beruht auf der Annahme einer infolge der Einwirkung von Temperaturextremen, Narkose usw. eintretenden schweren Stoffwechselstörung, als deren Resultat die »individuelle Färbungsanomalien« darstellenden Falteraberrationen zu betrachten seien.

Daß durch anomale Temperaturen zum mindesten eine Verlangsamung in der Entwicklung der Puppen eintritt, geht schon daraus hervor, daß den einem Temperaturextrem ausgesetzten Puppen erst nach einer längeren Zeit Falter entschlüpfen als den bei normaler Temperatur gehaltenen Puppen. Auch müssen die Entwicklungsvorgänge in der Puppe, wie jeder Lebensprozeß, ein Temperaturoptimum haben, das, wie anzunehmen ist, nicht allzu sehr von der Temperatur abweichen wird, bei welcher die Puppe sich unter normalen Umständen entwickelt und deshalb muß, wie das auch bei den übrigen Lebensprozessen der Fall ist, infolge einer wesentlichen Temperaturerniedrigung zum mindesten eine Verlangsamung der Entwicklung eintreten.

Ob aber der von Fischer angenommene völlige Stillstand in der Puppenentwicklung infolge der Einwirkung von Temperaturextremen tatsächlich zustande kommt und sich auf dem Wege mikroskopischer Untersuchung der Puppengewebe feststellen läßt, und ob anderseits auf demselben Wege Anzeichen für die von M. v. Linden angenom-

menen Stoffwechselstörungen nachgewiesen werden können, darüber liegen Angaben in der Literatur bis heute noch nicht vor.

Auf Anregung des Herrn Geheimrat Weismann habe ich den Versuch unternommen, durch Vergleich von Puppen, die sich unter normalen Temperaturbedingungen entwickelt hatten, mit solchen, die einen bestimmten Teil ihrer Entwicklungszeit in einer Kältemischung zugebracht hatten, festzustellen, welcher Art die Vorgänge sind, welche sich in dem Puppenorganismus während seiner Behandlung mit Kälte — im Durchschnitt etwa — 8° C. — abspielen; ob eine Verlangsamung bzw. ein vollkommener Stillstand der Entwicklung zu konstatieren ist, und ob anderseits Anzeichen für etwaige schwere Störungen im Stoffwechsel der Puppe vorliegen.

Es sei mir gestattet, an dieser Stelle Herrn Geheimrat Weismann meinen herzlichsten Dank auszusprechen sowohl für die Anregung zu den interessanten Untersuchungen, als auch für das stets rege Interesse an dem Fortgange meiner Arbeit, das er mir jederzeit durch Rat und Tat bewiesen hat; besonderen Dank schulde ich Herrn Geheimrat Weismann dafür, daß es mir ermöglicht wurde, die zu meinen Untersuchungen nötigen Frostexperimente im hiesigen zoologischen Institut zur Ausführung zu bringen. Auch Herrn Privatdozent Dr. W. Schleip bin ich zu herzlichem Dank verpflichtet für die liebenswürdige Förderung, die er meiner Arbeit durch schätzenswerte Ratschläge dauernd hat zuteil werden lassen.

Material und Arbeitsmethode.

Bevor ich zur näheren Beschreibung meiner histologischen Befunde schreite, will ich kurz noch einige Angaben über das untersuchte Material sowie über die bei meinen Versuchen und Untersuchungen zur Anwendung gebrachten Methoden machen: Das Material bestand aus Puppen von *Vanessa urticae*. Die Raupen, welche ich im Juli 1907 am Titisee im Schwarzwald sammelte, entstammten augenscheinlich zum weitaus größten Teil ein und demselben »Gelege«; sie saßen, als ich sie fand, alle an einem kleinen Komplex dicht beieinander stehender Brennesseln und waren alle von gleicher, noch ziemlich geringer Größe. Infolge ihrer Gleichalterigkeit trat denn auch innerhalb eines kurzen Zeitraumes bei allen Raupen die Puppenhäutung ein, und bei der ziemlich beträchtlichen Anzahl der Raupen machten meist mehrere Raupen genau gleichzeitig oder doch wenigstens ganz kurz hintereinander die Puppenhäutung durch, so

daß ich also immer mehrere Puppen von ungefähr gleichem Alter erhielt.

Ich brachte nun von zwei gleichalterigen Puppen die eine in eine Kältemischung von etwa — 8° C., und zwar geschah dies meist am ersten oder zweiten Tage nach der Puppenhäutung; nähere Angaben über das Alter der Puppen werde ich bei der Beschreibung meiner Untersuchungsergebnisse machen. Nachdem die Puppe sich 48 Stunden lang in der Kältemischung befunden hatte, kam sie noch auf 24 Stunden in den Eisschrank und wurde sodann getötet und fixiert. Nur wenige von diesen mit Kälte behandelten Puppen ließ ich, der Kontrolle wegen, die ganze Puppenentwicklung durchmachen; sie ergaben alle gute Aberrationen, so daß man wohl annehmen darf, daß auch von den übrigen Puppen, welche schon gleich nach dem Aufenthalt in der Kältemischung und im Eisschrank getötet worden waren, die Mehrzahl aberrierte Falter ergeben hätte. Die mit einer mit Kälte behandelten Puppe gleichalterige Puppe wurde entweder zur selben Zeit getötet, wo ihre Altersgenossin in die Kältemischung gebracht wurde, oder aber erst gleichzeitig mit ihrer Altersgenossin, wenn diese letztere also den Aufenthalt in der Kältemischung und im Eisschrank durchgemacht hatte, während ihre Altersgenossin sich stets bei Zimmertemperatur befunden hatte.

Die Tötung und Fixierung der Puppen geschah meist mit heißer Sublimatlösung, nur bei einigen wenigen mit dem Zenkerschen Gemisch. Damit die Fixierungsmittel schnell und gründlich die ganze Puppe durchtränken konnten, trennte ich vor der Fixierung das hinterste Ende des Puppenabdomens durch einen Schnitt ab. Um die Puppen zwecks histologischer Vergleichung mit dem Mikrotom schneiden zu können, erweichte ich die dem Schneiden hinderliche Puppenhülle mittels Eau de Javelle. Da aber die Gefahr bestand, daß diese Flüssigkeit, wenn sie in die Puppe eindrang, die Gewebe beschädigte, so verschloß ich das geöffnete hintere Ende der Puppe dadurch, daß ich es kurz in flüssiges Paraffin eintauchte, wodurch gewissermaßen am hinteren Ende der Puppe ein Paraffindeckel entstand. Dieser wurde später, nachdem die Puppe 24 Stunden in Eau de Javelle gelegen hatte, durch Eintauchen in heißes Wasser wieder entfernt. Von den in Paraffin eingebetteten Puppen wurden Querschnitte von 10 oder 15 μ Dicke angefertigt und mit Hämatoxylin (nach Weigert) und Pikrokarmin gefärbt. An diesen Schnitten stellte ich dann meine Untersuchungen an, über deren Resultate ich im folgenden berichten will.

Untersuchungsergebnisse.

1. Die Flügel.

Um zu einer Beantwortung der oben aufgestellten Frage nach der Art der Vorgänge, welche sich während der Behandlung einer Puppe mit Kälte im Puppenorganismus abspielen, zu gelangen, untersuchte ich zunächst die Flügelanlagen verschieden alter und verschieden behandelter Puppen. Denn die Veränderungen, welche der einer mit Kälte behandelten Puppe entschlüpfende Schmetterling aufweist, bestehen ja hauptsächlich in einer zuweilen sehr beträchtlichen Abänderung der Flügelfärbung, deren Träger die den Flügel bedeckenden Schuppen sind, und deshalb steht zu erwarten, daß auch schon während der Einwirkung der Kälte gerade an den Flügeln, speziell an den der Flügelhypodermis angehörenden Schuppenbildungszellen sich Tatsachen werden feststellen lassen, die eventuell zur Beantwortung der oben aufgeworfenen Frage führen können.

Die Flügelschuppen entstehen bekanntlich dadurch, daß einzelne Zellen der Flügelhypodermis sich auf bestimmte, unten näher zu beschreibende Weise von den übrigen Hypodermiszellen differenzieren und nach außen hin einen Fortsatz vorwachsen lassen, der dann später die charakteristische Form der Schuppe annimmt. Auf diese Schuppenbildungszellen habe ich bei meinen Untersuchungen zunächst mein Augenmerk gerichtet, indem ich auf vergleichendem Wege feststellte, auf welchem Stadium der Entwicklung sich diese Zellen bei den verschiedenen zur Untersuchung gelangenden Puppen befanden. Ein Übelstand machte sich bei diesen Untersuchungen häufig unangenehm geltend, der Umstand nämlich, daß gleichalterige Puppen, auch wenn sie unter gleichen äußeren Bedingungen gehalten worden waren, durchaus nicht immer auch auf demselben Stadium der Entwicklung sich befanden, sondern bisweilen ziemlich erhebliche Unterschiede in der Ausbildung ihrer Gewebselemente und Organe zeigten, eine Erscheinung, die übrigens nicht nur bei Schmetterlingen und andern Insekten vorkommt, sondern im ganzen Tierreich weit verbreitet ist.

Der Beschreibung meiner Befunde an den einzelnen Puppen möchte ich noch die Bemerkung vorausschicken, daß es nicht in meiner Absicht lag, eine möglichst lückenlose Darstellung von den Vorgängen zu geben, die sich während der ersten Tage der Puppenruhe im Puppenorganismus abspielen, sondern daß es mir bei meinen Untersuchungen lediglich darauf ankam, auf vergleichendem Wege

festzustellen, ob eine in der oben angegebenen Weise mit Kälte behandelte Puppe einen Stillstand in ihrer Entwicklung oder Anzeichen für etwaige Störungen in ihrem Stoffwechsel erkennen läßt. Demgemäß beschränken sich meine Angaben einerseits auf normale Puppen vom ersten und zweiten sowie vom fünften Tage der Puppenruhe, anderseits auf etwa fünf Tage alte Puppen, die mit Kälte behandelt worden waren, während das Aussehen der Gewebe bei Puppen vom dritten und vierten Tage der Puppenruhe unberücksichtigt geblieben ist.

Die jüngste der zur Untersuchung gelangenden Puppen hatte nach der Puppenhäutung, ohne mit Kälte behandelt zu werden, bei Zimmertemperatur noch 20 Stunden gelebt und war dann fixiert worden.

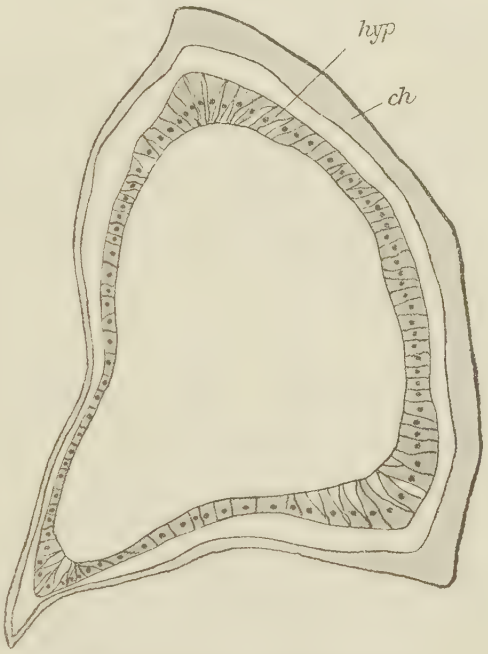
Die Oberseite des Vorderflügels dieser Puppe wird von Cylinderzellen gebildet (Taf. XVII Fig. 1 *Hypz*), deren Form aber nicht immer genau cylindrisch ist: Während die Hypodermiszellen in ihrer distalen, nach außen gewandten Hälfte dicht aneinander liegen, so daß Zellgrenzen schwer oder gar nicht erkennbar sind, verjüngen sie sich häufig etwas in ihrer proximalen, der Grundmembran und dem Flügellumen zugewandten Hälfte, so daß zwischen den einzelnen Zellen Zwischenräume entstehen. Häufig sind die Hypodermiszellen proximalwärts in einen schmalen, bis zur Grundmembran (Taf. XVII Fig. 1 *gm*) reichenden Fortsatz ausgezogen. Da die Vorderflügel in der Puppe so gelegen sind, daß ihre Oberseite einen Teil der äußeren Begrenzung der Puppe bildet, so fällt den Hypodermiszellen der Oberseite auch die Aufgabe zu, einen Teil der chitinigen Puppenhülle auszuscheiden.

Es sei an dieser Stelle auf das Verhältnis hingewiesen, in welchem die Dicke der Chitinmembran zu der Höhe der sie abscheidenden Hypodermiszellen steht: Die Anlagen der Flügel sowohl wie die der Extremitäten und des Rüssels sind, jede für sich, eingeschlossen in Chitinscheiden, welche von den Hypodermiszellen dieser Anlagen ausgeschieden werden und welche an der Oberseite der Vorderflügel sowie an den Außenseiten der Extremitäten- und Rüsselanlagen Teile der dicken, die ganze Puppe umhüllenden Chitinschicht bilden. An diesen letzterwähnten Stellen nun weisen die Flügel-, Extremitäten- und Rüsselanlagen hohe, cylindrische Hypodermiszellen auf (Textfig. 1), deren Aufgabe die Ausscheidung der dicken äußeren Chitinhülle ist. Dagegen sind die Hypodermiszellen der genannten Anlagen überall da, wo die von ihnen ausgeschiedene

Chitinschicht nicht einen Teil der äußeren Puppenhülle bildet, von nur geringer Höhe, und dementsprechend ist die Chitinschicht an diesen Stellen beträchtlich dünner als die äußere Puppenhülle.

Die von A. G. Mayer (1896) erwähnte und abgebildete »innere Cuticula«, die zwischen der eigentlichen Puppen-Cuticula und den Hypodermiszellen liegen soll, konnte ich auf diesem jungen Stadium nicht finden. Bei älteren Puppen aber, die bereits Schuppen besaßen, sah ich häufig distalwärts von den der Flügelhypodermis aufliegenden Schuppen bzw. Haaren, also zwischen diesen Gebilden und der die Flügel einschließenden Chitin-Cuticula, eine dünne Membran, die wohl der von Mayer erwähnten »inneren Cuticula« entsprechen mag (vgl. Taf. XVII Fig. 9 *i.cu*).

Fig. I.



Querschnitt durch eine Extremitätenanlage.
ch Chitinscheide, *hyp* Hypodermis.

In den oben geschilderten Hypodermiszellen der Oberseite des Vorderflügels (Tafel XVII Fig. 1 *hypz*) liegt der auf dem Schnitt kreisrunde oder ovale Kern (*n*) in der proximalen Hälfte oder auch gerade in der Mitte der Zellen. Nun finden sich aber in unregelmäßigen Abständen zwischen den bisher beschriebenen Hypodermiszellen einzelne Zellen (Taf. XVII Fig. 1 *sbz*), deren Kern die entgegengesetzte Lage einnimmt, indem er in der distalen Zellhälfte der äußeren Zellwand dicht anliegt. Eine Vorwölbung der Außenwand der Zelle findet aber trotz dieser Lage des Kernes nicht statt, sondern die äußere Wand der Zelle liegt genau in einer Linie mit den Außenwänden der benachbarten Zellen. Die Kerne dieser Zellen sind auf dem Schnitt meist wie die der übrigen Hypodermiszellen kreisrund; doch kommen auch solche von ovaler Form vor, die dann so

liegen, daß ihr längerer Durchmesser parallel zur Flügeloberfläche verläuft. Außer der geschilderten Lage ihrer Kerne weisen diese Zellen gegenüber den übrigen Hypodermiszellen der Oberseite des Vorderflügels keine weiteren Unterschiede auf. Wie der Vergleich mit älteren Stadien lehrt, haben wir es hier wohl mit dem Anfangsstadium der Differenzierung von Hypodermiszellen zu Schuppenbildungszellen zu tun. A. G. Mayer (1896) gibt als erste Anzeichen dieser Differenzierung die Vergrößerung der zur Schuppenbildung bestimmten Zellen, die Vorwölbung ihrer Außenwand sowie das Auftreten von Vacuolen an. Diese drei Charakteristica kann ich an den hier in Rede stehenden Hypodermiszellen an der Oberseite des Vorderflügels noch nicht finden; dafür aber zeichnen sich, wie gesagt, gewisse Zellen durch die Lage ihres Kernes vor den andern aus, und ich glaube, daß dies ganz junge Schuppenbildungszellen sind, bei denen dann erst später, wie wir sehen werden, die von A. G. Mayer angegebenen Charakteristica auftreten.

Ehe ich jedoch auf den weiteren Verlauf dieser Differenzierung eingehe, will ich noch das Aussehen und Verhalten der Hypodermiszellen auf der Unterseite des Vorderflügels, sowie der Hypodermis des Hinterflügels schildern. Die Oberseite des Vorderflügels ist nämlich auf diesem jungen Stadium von den drei andern Flügelhypodermisschichten ziemlich verschieden, und zwar macht es schon jetzt den Eindruck, als ob die Unterseite des Vorderflügels gegenüber der Oberseite desselben Flügels, noch mehr aber der Hinterflügel gegenüber dem Vorderflügel in der Differenzierung von Schuppenbildungszellen etwas vorauseilen.

Die Hypodermiszellen der Unterseite des Vorderflügels (Taf. XVII Fig. 2 *hypu*) sind durchschnittlich nur etwa halb so hoch als die der Oberseite dieses Flügels. Viel auffälliger als auf der Oberseite des Vorderflügels treten auf der Unterseite desselben einzelne Zellen (Taf. XVII Fig. 2 *sbz*) hervor, die etwas größer sind als die undifferenzierten Hypodermiszellen und deren Kern meist dem nach dem Innern der Puppe gewandten Zellende, mithin also der Außenseite der Zelle näher gelegen ist als der Zellbasis; oft liegt der Kern der äußeren Zellwand unmittelbar an. Die Zellwand wölbt sich an dieser Seite ein wenig über die von den Wänden der Nachbarzellen gebildete gerade Linie vor. Die Mehrzahl dieser durch ihre Größe, die Lage ihres Kernes, sowie vor allem durch die Vorwölbung ihrer Außenwand ausgezeichneten Zellen hat ferner in der proximalen, d. h. dem Flügellumen zugewandten Hälfte eine oder auch mehrere

Vacuolen (Taf. XVII Fig. 2 *v*). Charakteristisch ist endlich auch die Form dieser Zellen: Während die übrigen Hypodermiszellen dieser Flügelseite sich proximalwärts, also nach dem Innern des Flügels hin, nur wenig oder gar nicht verschmälern, so daß sie meist ohne Zwischenräume einander anliegen und Zellgrenzen infolgedessen meist nicht erkennbar sind, verhalten sich die oben geschilderten differenzierten Hypodermiszellen anders: Sie sind an ihrem äußeren Ende meist etwas breiter als die übrigen Hypodermiszellen, die sie ja, wie erwähnt, überhaupt an Größe übertreffen, schnüren sich ungefähr in der Mitte ihrer Höhe etwas ein, so daß ihre Seitenwände nicht unmittelbar an die der Nachbarzellen anstoßen, und verbreitern sich dann wieder an ihrem basalen, der Grundmembran aufsitzenden Ende (Taf. XVII Fig. 2 *sbz*).

Die oben erwähnte Vorwölbung der äußeren Zellwand darf man wohl als die erste Andeutung eines distalwärts gerichteten Wachstumprozesses deuten, durch welchen dann später der allmählich zur Schuppe sich umwandelnde Fortsatz entsteht. Dafür, daß ein solcher Wachstumprozeß im Gange ist, spricht auch die Lage des Kernes in der Zelle, denn dieses wichtige Zellorgan liegt in Zellen, die ein starkes einseitiges Wachstum aufweisen, in der Regel nahe der Zellseite, an welcher der Wachstumprozeß vor sich geht.

Die Entstehung und Bedeutung der oben erwähnten Vacuolen in den soeben geschilderten Zellen, — auf die übrigens die Beschreibung, welche A. G. Mayer (1896) von jungen Schuppenbildungszellen gibt, durchaus zutrifft, — erklärt Friedmann (1899) auf folgende Weise: Er fand in jungen Schuppenbildungszellen, die mit einer Osmiumsäure enthaltenden Fixierungsflüssigkeit (Hermann-sche Flüssigkeit fixiert worden waren, anstatt der Vacuolen, wie Mayer sie beschreibt und auch ich sie gefunden habe, schwarzgefärbte Fettkügelchen. Diese Fettkügelchen stellen, nach Friedmanns Ansicht, Vorstadien des endgültigen Schuppenpigments dar; sie werden, wie der genannte Autor meint, in Präparaten, die mit Sublimat oder überhaupt ohne Anwendung von Osmiumsäure fixiert sind, durch die nachfolgende Behandlung mit Alkohol extrahiert, und an ihrer Stelle bleiben dann Vacuolen in den Schuppenbildungszellen zurück.

Einer näheren Beschreibung der Hypodermis des Hinterflügels bedarf es nicht, da die Verhältnisse hier im wesentlichen ebenso liegen, wie auf der Unterseite des Vorderflügels; ein Unterschied zwischen der Ober- und Unterseite des Hinterflügels ist nicht erkennbar. Die

Differenzierung der Schuppenbildungszellen scheint im Hinterflügel noch nicht weiter vorgeschritten zu sein als im Vorderflügel; doch haben die Schuppenbildungszellen im Hinterflügel bisweilen eine etwas andre Form als die im Vorderflügel: Sie erscheinen im Schnitt ungefähr in der Form eines Dreiecks, dessen Spitze an die Grundmembran stößt, während die der Spitze gegenüberliegende Seite, welcher der Kern anliegt, mehr oder weniger nach außen vorgewölbt ist (Taf. XVII Fig. 3 *sbz*). Im Verhältnis zu den undifferenzierten Hypodermiszellen sind die Schuppenbildungszellen im Hinterflügel etwas zahlreicher als im Vorderflügel, was man vielleicht als ein Anzeichen dafür auffassen darf, daß der Hinterflügel, wie bereits erwähnt, dem Vorderflügel in der Entwicklung etwas vorauseilt. Auf späteren Stadien, namentlich in der Zeit der Ausfärbung der Flügel, ist dieses Vorauseilen des Hinterflügels bereits mehrfach konstatiert worden, so daß Fischer diese Tatsache benutzen konnte, um auf Grund derselben die Erscheinung zu erklären, daß bei Temperaturexperimenten häufig nur ein Flügelpaar aberrativ gefärbt ist.

In einer Hinsicht aber unterscheidet sich die Hypodermis des Hinterflügels von der des Vorderflügels, nämlich durch den Besitz einer Art von Zellen, wie sie im Vorderflügel nicht vorkommen. Diese Zellen sind auf ganz bestimmte Stellen der Ober- und Unterseite des Hinterflügels beschränkt; sie finden sich nämlich nur in der Nähe der Stelle, wo der Hinterflügel dem Thorax ansitzt, also nur im innern Winkel des Hinterflügels. Die in Rede stehenden Zellen (Taf. XVII Fig. 2 *hbz*) übertreffen meist sowohl die undifferenzierten Hypodermiszellen, als auch die Schuppenbildungszellen an Größe, ein Unterschied, der auch von C. Schäffer (1889 erwähnt wird und der im weiteren Verlauf der Entwicklung noch beträchtlich zunimmt. Die Zellen, von ovaler oder birnförmiger Gestalt, sind häufig etwas dunkler gefärbt als die Zellen in ihrer Nachbarschaft. Der große, stark gefärbte Kern liegt meist ungefähr in der Mitte der Zelle; das dem Flügellumen zugewandte Zellende weist eine oder mehrere Vacuolen auf (Taf. XVII Fig. 3 *c*). Sind die betreffenden Zellen von birnförmiger Gestalt, so ist ihr spitz zulaufendes Ende distalwärts gewandt und kann bereits hie und da zwischen den benachbarten Hypodermiszellen hindurch über die Flügeloberfläche hinausragen. Dieser von den Zellen nach außen entsandte Fortsatz, sowie der Umstand, daß sie gegenüber den undifferenzierten Hypodermiszellen ähnliche Unterschiede aufweisen wie die

Schuppenbildungszellen, lassen vermuten, daß den in Rede stehenden Zellen auch eine ähnliche Funktion zuzuschreiben ist wie den Schuppenbildungszellen, d. h. daß auch sie einem Gebilde die Entstehung geben, das wie die Schuppen die äußere Flügeloberfläche überragt. Das ist auch in der Tat der Fall: Die spitzen Fortsätze der birnförmigen Zellen wachsen nämlich zu Haaren aus, wie sie auf der Ober- und Unterseite des Hinterflügels in Menge vorkommen, aber nur auf einen bestimmten Bezirk dieses Flügels beschränkt, nämlich auf den innern, dem Körper am nächsten gelegenen Winkel desselben. Deshalb finden sich die beschriebenen Haarbildungszellen auch nur an den oben genauer angegebenen Stellen des Hinterflügels, während sie dem übrigen Teil des Hinterflügels sowie dem Vorderflügel fehlen; dagegen treten sie auch noch an andern Stellen des Körpers auf, die dann auch beim erwachsenen Schmetterling eine mehr oder weniger starke Behaarung zeigen.

Bis auf einige gleich zu erwähnende Unterschiede trifft die von der Flügelhypodermis einer 20 Stunden alten Puppe gegebene Beschreibung auch noch auf die Flügelhypodermis einer Puppe vom zweiten Tage zu, die im Alter von 42 Stunden getötet wurde, nachdem sie sich während der 42 Stunden stets bei Zimmertemperatur befunden hatte. Die Zahl der durch ihre Form und Größe, die Lage ihres Kernes sowie das Auftreten von Vacuolen als Schuppenbildungszellen charakterisierten Zellen hat bei der älteren Puppe beträchtlich zugenommen; die betreffenden Zellen treten in geringeren Abständen voneinander, bisweilen in Gruppen zu mehreren beisammen liegend, in den verschiedenen Hypodermisschichten auf. Es scheint, daß die Vermehrung der Schuppenbildungszellen nicht nur dadurch erfolgt, daß immer neue Hypodermiszellen sich zu Schuppenbildungszellen differenzieren, sondern daß die letzteren auch durch Teilungen ihre Zahl vermehren: In allen vier Flügelhypodermisschichten finden sich nämlich hier und da Zellen, die in Teilung begriffen sind (Taf. XVII Fig. 6 *sbz*). Die Teilungsspindel, deren Achse bald senkrecht, bald parallel zur Flügeloberfläche verläuft, liegt in diesen Zellen (Taf. XVII Fig. 6) in der distalen Zellhälfte nahe der äußeren Wand, so daß wohl die Annahme nicht unberechtigt ist, es möchten hier Teilungsstadien von Schuppenbildungszellen vorliegen, zumal die betreffenden Zellen oft etwas größer sind als die undifferenzierten Hypodermiszellen und meist eine oder mehrere Vacuolen (Taf. XVII Fig. 6 *v*) enthalten. Darüber, ob durch diese Teilungen der Schuppenbildungszellen vielleicht Gruppen solcher Zellen

entstehen, die später gleich gefärbte Schuppen erzeugen, konnte ich aus meinen Präparaten keinen Aufschluß erhalten. Wie die Schuppenbildungszellen, so scheinen auch die Haarbildungszellen sich auf diesem Stadium durch Teilung zu vermehren: Als solche in Teilung befindliche Haarbildungszellen glaube ich große, ovale, meist dunkler als ihre Umgebung gefärbte Zellen deuten zu müssen, die eine Teilungsspindel sowie Vacuolen aufweisen (Taf. XVII Fig. 7 *hbz*), und welche ich nur im Hinterflügel nahe seiner Ansatzstelle am Körper fand.

Was die äußere Form der Schuppenbildungszellen bei der in Rede stehenden älteren Puppe anlangt, so zeigen diese Zellen zuweilen statt der in der Mitte eingeschnürten, oben und unten verbreiterten Form (Taf. XVII Fig. 4 *sbz*) die oben bereits für Schuppenbildungszellen der jüngeren Puppe beschriebene dreieckige Gestalt (Taf. XVII Fig. 5 *sbz*). Die Haarbildungszellen kommen, ebenso wie die Schuppenbildungszellen, bei der 42 Stunden alten Puppe in wesentlich größerer Anzahl vor als bei der im Alter von 20 Stunden getöteten Puppe, was, wie gesagt, wohl zum Teil wenigstens auf die oben erwähnten Teilungen der Haarbildungszellen zurückzuführen ist; sie fallen durch die bereits beschriebenen Eigenschaften, nämlich ihre Größe, ihre ovale, zumeist birnförmige Gestalt, ihre dunkle Färbung und schließlich, wenn sie nicht in Teilung begriffen sind, durch ihren großen Kern stark unter den übrigen Hypodermiszellen auf (Taf. XVII Fig. 8 *bhz*).

Ein von dem bisher beschriebenen wesentlich verschiedenes Bild bietet die Flügelhypodermis bei einer normalen Puppe, welche 103 Stunden nach der Puppenhäutung, also am fünften Tage der Puppenruhe, getötet wurde, ohne vorher mit Kälte behandelt worden zu sein. Schon auf den ersten Blick sieht man (Taf. XVII Fig. 9), daß die Hypodermis der Flügelanlagen von zwei durchaus verschiedenen Zellarten gebildet wird, den undifferenzierten Hypodermiszellen und den jetzt sehr stark differenzierten Schuppenbildungszellen, wozu beim Hinterflügel noch die ebenfalls stark differenzierten Haarbildungszellen kommen. Ein Unterschied zwischen der Oberseite des Vorderflügels einerseits und der Unterseite dieses Flügels, sowie der Ober- und Unterseite des Hinterflügels anderseits besteht hier nicht mehr.

Die undifferenzierten Hypodermiszellen bilden eine zusammenhängende Protoplasmaschicht (Taf. XVII Fig. 9 *hbz*), die in ihrem dem Flügellumen zugewandten Teil ziemlich stark, in ihrem äußeren Teil

dagegen nur wenig gefärbt ist, und in welcher Zellgrenzen nicht zu unterscheiden sind. In dem stärker gefärbten Teil dieser Protoplasmaschicht (Taf. XVII Fig. 9 *hyp*.) liegen, in einer Reihe nebeneinander, die Kerne der undifferenzierten Hypodermiszellen, während in der schwächer gefärbten Zone der Protoplasmaschicht häufig Querschnitte durch die Basis der in schräger Richtung aus der Hypodermis austretenden Schuppen zu sehen sind (Taf. XVII Fig. 9 *schb*). Es ließe sich vielleicht vermuten, daß die schwach gefärbte Zone, welche nach außen zu eine scharfe Begrenzung aufweist, nicht aus Protoplasma besteht, sondern bereits die von den Hypodermiszellen gebildete Chitinschicht darstellt, welche beim fertigen Falter die Flügel bedeckt.

Unmittelbar an der Innenseite der Hypodermis zwischen dieser und der Grundmembran liegen, in verschiedenen Abständen voneinander, entweder einzeln oder in Gruppen zu zwei, drei, vier und mehr große runde Zellen (Taf. XVII Fig. 9 *sbz*). Es sind dies die stark vermehrten und herangewachsenen Schuppenbildungszellen, die infolge von Raummangel aus der Hypodermis heraus nach innen gedrängt worden sind. Der dem Flügellumen zugewandte Teil der Schuppenbildungszellen ist, ebenso wie der in seinem Innern gelegene und ihn zum großen Teil ausfüllende Kern, meist von runder Form. Der Kern ist stark gefärbt und enthält das Chromatin in Form zahlreicher kleiner, runder Körnchen. Vacuolen fand ich auf diesem Stadium nur sehr selten in den Schuppenbildungszellen. Nach außen entsendet die Schuppenbildungszelle zwischen den Hypodermiszellen hindurch einen Fortsatz, der als schmale Schuppenbasis über die Oberfläche der Hypodermis heraustritt, um sich dann zum eigentlichen Schuppenkörper zu verbreitern. Die Schuppen zeigen auf dem Schnitt meist das Aussehen kurzer, stabartiger Gebilde (Taf XVII Fig. 9 *sch*), welche der Flügelhypodermis von außen aufliegen.

Außer den soeben geschilderten zwei Zellarten, den undifferenzierten Hypodermiszellen und den durch Differenzierung aus ihnen enstandenen Schuppenbildungszellen, finden sich in der Hypodermis des Hinterflügels an den oben bereits mehrfach näher bezeichneten Stellen noch die Haarbildungszellen (Taf. XVII Fig. 9 *hbz*). Sie sind ebenfalls stark herangewachsen und gleichen den Schuppenbildungszellen auch hinsichtlich ihrer Lage, denn auch sie sind jetzt an der Innenseite der Hypodermis gelegen. Sie stehen meist einzeln und unterscheiden sich von den Schuppenbildungszellen nach wie vor durch die beträchtliche Größe ihres Zellkörpers und Kernes. Die

von den Haarbildungszellen auswachsenden Haare liegen, auf dem Schnitt meist quer getroffen, in großer Zahl nach außen von der durch die Schuppen gebildeten Schicht (Taf. XVII Fig. 9 *h*).

Im Anschluß an das eben Gesagte möchte ich noch darauf hinweisen, daß ich bei dem vorliegenden Puppenstadium vom fünften Tage nach außen von der Schuppen- bzw. Haarschicht zwischen dieser und der eigentlichen Flügelscheide (Taf. XVII Fig. 9 *fsch*) eine dünne Membran (Taf. XVII Fig. 9 *i.cu*) fand, welche wohl der oben erwähnten, von A. G. Mayer (1896) beschriebenen »inneren Cuticula« entspricht (s. o.).

An mehreren, bestimmten Stellen zeigt die Flügelhypodermis bei Puppen vom fünften Tage Ausbuchtungen, die meist keine Schuppen- und Haarbildungszellen aufweisen (Taf. XVII Fig. 10); einer jeden derartigen Ausbuchtung auf der Oberseite des Flügels liegt eine entsprechende auf der Flügelunterseite gegenüber, beide Ausbuchtungen zusammen bilden die Anlage einer späteren Flügelrippe. Die ganze Flügelhypodermis zeigt außerdem auf diesem Stadium bereits starke Faltungen, da der Flügel infolge seines Wachstums gezwungen ist, sich in zahlreiche Falten zu legen, um in der Flügelscheide Platz zu finden.

Fassen wir noch einmal die Eigenschaften der Flügelhypodermis bei einer Puppe vom fünften Tage zusammen: Die Schuppen- und Haarbildungszellen liegen als große, auffallende Zellen der Innenseite der Hypodermis an (Taf. XVII Fig. 9). Sie entsenden nach außen die bereits weit entwickelten Schuppen bzw. Haare. Die Flügelrippen sind auch bereits angelegt, und der ganze Flügel beginnt, sich in zahlreiche Falten zu legen. So haben also die Flügel bei einer normalen Puppe vom fünften Tage der Puppenruhe bereits einen hohen Grad von Ausbildung erreicht, ihre weitere Entwicklung kann im wesentlichen nur noch in Wachstumsvorgängen sowie in der Annahme der definitiven Färbung bestehen.

Bisher war ausschließlich von solchen Puppenstadien die Rede, welche sich bis zu ihrer Fixierung dauernd bei Zimmertemperatur befunden hatten. Im folgenden soll mit diesen normalen Puppen eine Puppe verglichen werden, welche während 48 Stunden einer Kälte von etwa — 8° C. ausgesetzt war: Es handelt sich um eine Altersgenossin jener oben näher beschriebenen Puppe, welche am zweiten Tage ihrer Puppenruhe getötet worden war, während die jetzt zu untersuchende Puppe zur selben Zeit, wo jene getötet wurde, in die Kältemischung kam und darin 48 Stunden verblieb. Nach wei-

teren 24 Stunden, während deren sie sich im Eisschrank befand, wurde auch diese Puppe getötet, so daß sie also, da sie im Alter von 42 Stunden in die Kältemischung gebracht wurde, bei ihrer Fixierung 114 Stunden alt war, mithin am fünften Tage ihres Puppenstadiums sich befand.

Die Flügelhypodermis dieser Puppe zeigt nun aber keineswegs ein Aussehen, wie wir es oben bei einer Puppe vom fünften Tage kennen gelernt haben. Wie bei allen bisher besprochenen Puppen, so kann man auch bei der jetzt in Rede stehenden deutlich die undifferenzierten Hypodermiszellen einerseits und die Schuppen- und Haarbildungszellen anderseits unterscheiden. Die beiden letzteren Zellarten, die sich bekanntlich aus den Hypodermiszellen differenzieren, befinden sich bei der vorliegenden Puppe erst auf einem Stadium der Differenzierung, das genau dem oben von einer Puppe vom zweiten Tage Beschriebenen gleicht: Die undifferenzierten Hypodermiszellen sind schmale, hohe Zellen, deren Kern in der Zellmitte oder näher der Zellbasis gelegen ist (Taf. XVII Fig. 11 *hypz*); diejenigen der Oberseite des Vorderflügels unterscheiden sich noch deutlich vor allem hinsichtlich ihrer Höhe von denen der Unterseite dieses Flügels. Zwischen den undifferenzierten Hypodermiszellen, und zwar genau in einer Reihe mit ihnen, finden sich in mäßig großer Anzahl die einzeln stehenden Schuppenbildungszellen, welche als solche durch ihre Größe und Form, oft auch durch ihre etwas dunklere Färbung, sowie durch die Lage ihres Kernes in der distalen Zellhälfte und durch den Besitz einer oder mehrerer Vacuolen charakterisiert sind (Taf. XVII Fig. 11 *sbz*). In der Hypodermis des Hinterflügels liegen außerdem noch, in der oben schon mehrfach bezeichneten Region, die großen Haarbildungszellen, die häufig einen Fortsatz über die Oberfläche der Hypodermis hinaus entsenden (Taf. XVII Fig. 12 *hbz*). Charakteristische Teilungsspindeln in Schuppen- oder Haarbildungszellen, wie sie bei der oben beschriebenen Puppe vom zweiten Tage häufiger auftraten, konnte ich bei der vorliegenden Puppe, die mit Kälte behandelt worden war, nicht auffinden. Dagegen kamen bei letzterer hier und da Zellen vor, welche ihrem ganzen Aussehen nach wohl Schuppen- oder Haarbildungszellen waren, und die statt des Kernes das Chromatin in einer Äquatorialplatte angeordnet enthielten, während Spindelfasern nicht zu erkennen waren (Taf. XVII Fig. 13 *hbz*). In solchen Zellen war wohl die gerade im Gang befindliche Teilung infolge der niederen Temperatur gestört und die Spindel zum Verschwinden gebracht worden.

Der Vergleich einer mit Kälte behandelten Puppe vom fünften Tage mit einer normalen Puppe vom zweiten Tage ergibt, wie aus dem oben Gesagten wohl hervorgeht, eine völlige Übereinstimmung beider bezüglich des Aussehens ihrer Flügelhypodermis. Auf einen Unterschied, der zwischen den beiden Puppen besteht, muß jedoch hier noch hingewiesen werden: In den Zellkernen der mit Kälte behandelten Puppe ist das Chromatin augenscheinlich etwas anders verteilt als in den Zellkernen der normalen Puppe. Denn während bei der letzteren die Kerne im ganzen ziemlich stark gefärbt sind und das Chromatin in Form zahlreicher kleiner, gleichmäßig verteilter Körnchen enthalten (z. B. Taf. XVII Fig. 4 und 5), machen die Kerne der mit Kälte behandelten Puppe häufig, infolge ihrer geringen Färbung, den Eindruck von Vacuolen, in deren Innerm die an Zahl geringeren, dafür aber etwas größeren Chromatinkörner meist recht ungleichmäßig verteilt, sowie in der Regel auch ein Nucleolus gelegen sind (Taf. XVII Fig. 11 und 12). Ob dieses verschiedene Aussehen der Kerne auf die verschiedenen Temperaturen zurückzuführen ist, welchen die Puppen ausgesetzt waren, erscheint mir zwar nicht ganz ausgeschlossen, jedoch zum mindesten zweifelhaft, da ich einerseits ähnliche Kernbilder, wie ich sie hier von der mit Kälte behandelten Puppe beschrieben habe, bisweilen auch bei normalen Puppen fand, und da anderseits auch die Kerne der mit Kälte behandelten Puppe durchaus nicht immer das oben angegebene Aussehen zeigten.

Während also zwischen einer normalen Puppe vom zweiten Tage und einer mit Kälte behandelten vom fünften Tage hinsichtlich der Ausbildung ihrer Flügel eine weitgehende Übereinstimmung besteht, unterscheidet sich die mit Kälte behandelte Puppe vom fünften Tage sehr wesentlich von einer normalen Puppe vom fünften Tage, wie ein Vergleich beider ohne weiteres ergibt: Wir sahen, daß bei einer Puppe, die sich bei normaler Temperatur entwickelt hat, am fünften Tage der Puppenruhe alle Differenzierungsvorgänge an den Flügeln schon weit vorgeschritten sind, daß die Schuppen- und Haarbildungszellen, welche als große, auffällige Zellen der Hypodermis innen anliegen, bereits Schuppen und Haare haben vorwachsen lassen, daß Flügelrippen ebenfalls schon angelegt sind, und daß die Flügel beginnen, sich infolge starken Wachstums in zahlreiche Falten zu legen. Nichts von alledem ist an der ebenfalls am fünften Tage der Puppenruhe fixierten Puppe zu erkennen, die während 48 Stunden der Einwirkung starker Kälte ausgesetzt war: Schuppen- und Haarbildungs-

zellen stehen bei ihr noch im ersten Stadium der Differenzierung, Schuppen und Haare sind daher noch nicht vorhanden, ebensowenig findet sich auch nur eine Andeutung von Flügelrippen, und die Flügelanlagen sind noch so klein, daß sie, ohne sich in Falten zu legen, in den Flügelscheiden Platz finden. Kurz gesagt: Die Puppe vom fünften Tage, welche der niederen Temperatur ausgesetzt war, befindet sich hinsichtlich ihrer Flügelentwicklung noch auf genau dem gleichen Stadium, auf dem sich ihre Altersgenossin befand, als sie am zweiten Tage der Puppenruhe getötet wurde. Die ältere dieser beiden Puppen hat während der drei Tage, die sie teils in der Kältemischung, teils im Eisschrank zugebracht hat, in ihrer Flügelentwicklung keinen merkbaren Fortschritt gemacht; es ist ein Stillstand in ihrer Flügelentwicklung eingetreten, und dieser muß wohl als eine Wirkung der niederen Temperatur aufgefaßt werden, welcher die Puppe während drei Tagen ausgesetzt war.

2. Die Flugmuskulatur.

Die Entwicklung der Schmetterlingsflügel während der Raupen- und Puppenzeit bildet nur einen Teil der zahlreichen und durchgreifenden Neu- bzw. Umbildungen, welche in einer Schmetterlingspuppe vor sich gehen. So bedarf z. B. der Falter, um sich mittels seiner Flügel fortbewegen zu können, einer starken Muskulatur, und diese geht der Raupe noch vollkommen ab, während letztere ihrerseits eine ganze Reihe von Muskeln besitzt, welche die vollendete Imago nicht mehr aufweist. Es muß sich also die Flugmuskulatur, welche den Thorax des fertig ausgebildeten Schmetterlings zum großen Teil ausfüllt, ebenso wie auch noch andre Muskeln, die nur dem Imagostadium zukommen, erst im Verlauf des Raupen- und Puppenstadiums entwickeln. Wann und wie diese Entwicklung ihren ersten Anfang nimmt, darüber kann ich nichts Näheres angeben, da meine Untersuchungen erst am ersten Tage nach der Puppenhäutung einsetzen, an welchem die Entwicklung der imaginalen Muskulatur bereits im Gange ist.

Bei der jüngsten von mir untersuchten Puppe, — sie war etwa 20 Stunden nach ihrer Puppenhäutung fixiert worden, — zeigen sich in den Querschnitten durch die Thoracalregion, schon bei Betrachtung mit bloßem Auge, in der dorsalen Hälfte zwei ziemlich große, mit Hämatoxylin stark dunkelblau gefärbte Flecken (Textfig. II *kst*), von denen je einer rechts und links in einiger Entfernung vom Rückengefäß (*rg*) gelegen ist. Solche stark mit Hämatoxylin sich

färbende Flecken fand auch Korotneff (1892) auf Querschnitten durch Puppen von *Tinea*. Er deutet sie als Querschnitte durch die sog. Kernstränge, welche durch starke Vermehrung larvaler Muskelkerne entstanden sind, — der fibrilläre Teil der Larvenmuskeln geht, nach Korotneff, während dieser Zeit ohne Mitwirkung von Leucocyten zugrunde, — und diese Kernstränge stellen, wie Korotneff angibt, die Anlagen der imaginalen Brustmuskulatur der Motte dar. Ebenso haben wir nun auch in den oben erwähnten, stark gefärbten Flecken auf den Querschnitten durch die von mir untersuchten

Fig. II.

Querschnitt durch eine normale Puppe vom zweiten Tage.
rg Rückengefäß, *kst* Kernstrang, *d* Darm, *bm* Bauchmark.

Urticae-Puppen die Anlagen der späteren Brustmuskulatur des Falters vor uns.

Die Flecken bestehen aus einer großen Anzahl stark gefärbter Zellen mit je einem Kern, zwischen denen eine weniger stark gefärbte Masse gelegen ist (Taf. XVII Fig. 14). Die Untersuchung bei stärkerer mikroskopischer Vergrößerung ergibt Bilder, die eine große Ähnlichkeit mit den von Karawaiew (1898) für die Muskelentwicklung bei *Lasius* und *Formica* beschriebenen aufweisen: Die oben erwähnten, dunkel gefärbten Zellen (Taf. XVII Fig. 14 *mb*) entsprechen den von Karawaiew als Myoblasten bezeichneten Zellen, und zwar stellen wohl die meisten dieser Zellen, wenn nicht alle, larvale Myoblasten vor, aus welchen durch häufige Teilungen die

imaginalen Myoblasten hervorgehen. Die zwischen diesen Zellen gelegene, weniger stark gefärbte Masse (Taf. XVII Fig. 14 *cs*) ist die von den Myoblasten ausgeschiedene contractile Substanz. Sie enthält häufig einen oder mehrere Kerne (Taf. XVII Fig. 14 *imb*). Eine protoplasmatische Umhüllung dieser Kerne konnte ich nicht feststellen, was aber vielleicht nur darin seinen Grund hat, daß diese Protoplasmahülle sehr dünn ist und sich bei der ziemlich intensiven Färbung der untersuchten Schnitte nicht recht gegen den Kern abhebt. Die in der contractilen Substanz gelegenen Kerne sind ungefähr so groß und auch ebenso intensiv gefärbt wie die Kerne der Myoblastenzellen; sie liegen bald an der Peripherie der contractilen Substanz, bald mehr in deren Mitte. Hinsichtlich der Bedeutung und Entstehung dieser Kerne teile ich die Ansicht Karawaiews, daß wir es hier mit Kernen imaginaler Myoblasten zu tun haben, welche durch Teilung aus den larvalen Myoblasten entstehen. Karawaiew hat Teilungen von Myoblasten nicht beobachten können; in meinen Präparaten aber finden sich recht häufig Myoblastenkerne in den verschiedensten Stadien der Teilung (Taf. XVII Fig. 14 *t.mb*), und das scheint mir für die Richtigkeit der oben erwähnten Auffassung von der Entstehung der imaginalen Myoblastenkerne zu sprechen.

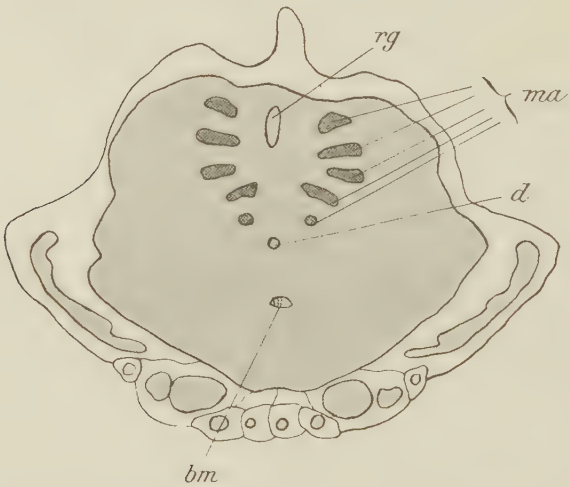
Im wesentlichen noch dieselben Bilder, wie sie eben beschrieben wurden, bietet eine Puppe vom zweiten Tage der Puppenruhe dar: Die Anlage der Muskulatur liegt noch als je eine einheitliche Masse rechts und links vom Rückengefäß. Sie besteht, wie oben von der jüngeren Puppe beschrieben wurde, aus stark gefärbten Myoblastenzellen und zwischen diesen gelegener contractiler Substanz, welche die Kerne der imaginalen Myoblasten enthält. Die Kerne der Myoblastenzellen sind noch in lebhafter Teilung begriffen und zeigen noch keine Anzeichen von Degeneration. Nach Karawaiew gehen nämlich die larvalen Myoblasten, nachdem sie sich längere Zeit hindurch intensiv geteilt und so den imaginalen Myoblastenkernen den Ursprung gegeben haben, zugrunde, und zwar so, daß das Protoplasma sich auflöst, während die Kerne auf dem Wege der Chromatolyse zerstört werden. Von dieser Degeneration ist, wie gesagt, bei der in Rede stehenden Puppe vom zweiten Tage noch nichts zu bemerken.

Dagegen scheint bei einer normalen Puppe vom fünften Tage der Puppenruhe die Degeneration der larvalen Myoblasten bereits nahezu vollendet zu sein. In den Muskelanlagen einer solchen Puppe findet man die oben beschriebenen stark gefärbten, der contractilen

Substanz anliegenden Myoblastenzellen nicht mehr. Die Anlagen der Muskulatur (Taf. XVII Fig. 16) bestehen ausschließlich aus schwach gefärbter contractiler Substanz (Taf. XVII Fig. 16 *cs*), welche zahlreiche intensiv gefärbte Kerne (Taf. XVII Fig. 16 *imb*) enthält. Nur selten findet man noch Spuren der Degeneration larvaler Myoblasten in Gestalt von Kernen, welche in chromatolytischer Auflösung begriffen sind.

Das Fehlen der larvalen Myoblasten ist aber nicht der einzige Unterschied, welchen die Muskelanlage einer Puppe vom fünften Tage gegenüber der Anlage der Muskeln bei den Puppen vom ersten

Fig. III.



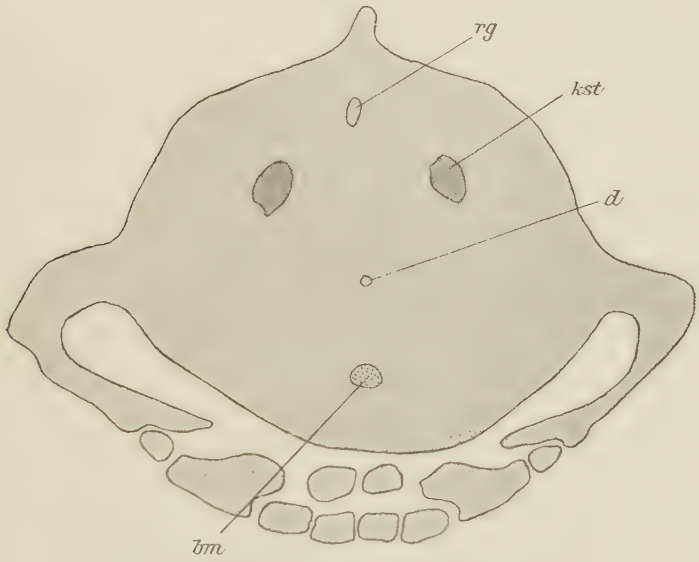
Querschnitt durch eine normale Puppe vom fünften Tage.
ma Muskulaturanlagen. Die übrigen Bezeichnungen wie in Textfig. II.

und zweiten Tage aufweist: Wie oben mehrfach hervorgehoben wurde, liegt die Brustmuskulatur bei den Puppen vom ersten und zweiten Tage als je eine einheitliche Masse jederseits vom Rückengefäß. Dies ist bei einer Puppe vom fünften Tage nicht mehr der Fall: Die vorher einheitliche Masse hat sich hier in je fünf übereinander gelegene Muskelpakete geteilt, so daß die Anlage der Brustmuskulatur jetzt im ganzen aus zehn einzelnen Muskelpaketen besteht, von denen fünf rechts und fünf links vom Rückengefäß gelegen sind (Textfig. III *ma*). Die einzelnen Muskelpakete sind auf dem vorliegenden Puppenstadium noch wenig umfangreich und daher durch weite, meist von Fettzellen und Leucocyten ausgefüllte Zwischenräume voneinander getrennt. Bei dem fertigen Schmetterling ist die

dorsale Brustmuskulatur ebenfalls in jederseits fünf übereinander gelegenen Paketen angeordnet, doch stoßen hier die einzelnen Pakete eng, ohne Zwischenräume, aneinander an, so daß die ganze Dorsalhälfte des Schmetterlingsthorax fast lückenlos von Muskulatur ausgefüllt ist.

Es hat also bei einer normalen Puppe vom fünften Tage der Puppenruhe die Brustmuskulatur bereits diejenige Anordnung angenommen, die sie auch beim ausgebildeten Schmetterling zeigt,

Fig. IV.



Querschnitt durch eine mit Kälte behandelte Puppe vom fünften Tage. Bezeichnungen wie in Textfig. II.

indem sie sich jederseits vom Rückengefäß in je fünf Pakete geteilt hat, während am ersten und zweiten Tage der Puppenruhe jederseits vom Rückengefäß nur je ein Paket gelegen ist. Wie steht es nun aber mit der Ausbildung der Flugmuskulatur bei einer ebenfalls am fünften Tage fixierten Puppe, die während zwei Tagen in einer Kältemischung von — 8° C. und während eines dritten Tages im Eisschrank sich befunden hat? Ist die Entwicklung der Muskulatur während der Kälteperiode unverändert in normaler Weise weiter fortgeschritten, oder können wir auch hier, wie bei der Entwicklung der Flügel, eine Verzögerung oder vielmehr einen völligen Stillstand feststellen?

Schon wenn man die Querschnitte durch die Thoracalregion

einer solchen Puppe mit bloßem Auge betrachtet, sieht man, daß hier nicht, wie bei der oben beschriebenen normalen Puppe vom fünften Tage, jederseits vom Rückengefäß fünf Muskelpakete gelegen sind, sondern daß die in Entwicklung begriffene Flugmuskulatur noch, wie bei normalen Puppen am ersten und zweiten Tage, jederseits eine einheitliche, stark gefärbte Masse bildet (Textfig. IV *kst*). Die Trennung in je fünf Pakete ist also bei dieser Puppe noch nicht eingetreten. Die genauere mikroskopische Untersuchung ergibt dann des ferneren auch, daß die histologische Beschaffenheit dieser Muskelmassen noch dieselbe ist, wie ich sie oben von normalen Puppen vom ersten und zweiten Tage beschrieben habe: Zwischen intensiv gefärbten Zellen, deren relativ große Kerne bisweilen in Teilung begriffen sind, liegt die weniger stark gefärbte contractile Substanz (Taf. XVII Fig. 15 *mb.cs*). In dieser letzteren finden sich meist ein oder mehrere Kerne, welche wohl durch Teilung der larvalen Myoblastenkerne entstanden sind und ihrerseits zu imaginalen Myoblasten gehören (Taf. XVII Fig. 15 *imb*). Kurz, es ist, wie schon gesagt, noch dasselbe Bild, das normale Puppen am ersten und zweiten Tage ihrer Puppenruhe zeigen.

So läßt sich also, ebenso wie an den Flügeln, auch an der in Entwicklung begriffenen Flugmuskulatur die Tatsache feststellen, daß infolge der Einwirkung niederer Temperatur auf den Puppenorganismus während des ersten Tages seiner Metamorphose ein völliger Stillstand in der Weiterentwicklung veranlaßt wird, so daß die Muskulatur bei einer mit Kälte behandelten Puppe am fünften Tage noch nicht weiter fortgeschritten ist als bei einer normalen Puppe am ersten und zweiten Tage ihrer Puppenruhe, während dieselbe Muskulatur bei einer normalen Puppe am fünften Tage bereits starke Annäherung an die bei dem ausgebildeten Schmetterling bestehenden Verhältnisse zeigt.

3. Degenerierende Raupenmuskeln.

Wie bereits oben erwähnt wurde, besitzt die Schmetterlingsraupe eine Reihe von Muskeln, deren Funktion auf die Zeit des Raupenstadiums beschränkt ist. Bereits gegen Ende dieses Stadiums setzt eine Degeneration dieser nunmehr überflüssig werdenden Muskeln ein, die dann während des Puppenstadiums ihren Fortgang nimmt, so daß bereits nach einigen Tagen die betreffenden Muskeln völlig verschwunden sind.

Bei einer Puppe vom ersten Tage der Puppenruhe findet man in

der centralen Hälfte des Thorax jederseits in einiger Entfernung vom Bauchmark eine Gruppe von Muskeln, welche Merkmale einer beginnenden Degeneration zeigen. Das Bild, das solch ein degenerierender Muskel auf diesem Stadium darbietet, ist etwa folgendes: Die contractile Substanz des Muskels zeigt einen Zerfall in einzelne, verschieden große Schollen, die bisweilen Vacuolen in ihrem Inneren aufweisen (Taf. XVII Fig. 17 *cs*). Innerhalb dieser Schollen, hier und da auch in den Spalten zwischen denselben, liegen gänzlich regellos verteilt sehr intensiv gefärbte Körper von verschiedener Größe, die wohl die Muskelkerne bzw. Bruchstücke von solchen repräsentieren (Taf. XVII Fig. 17 *mk*). Das ganze Muskelgebilde ist auf dem vorliegenden Stadium der Degeneration meist noch von einem Sarcolemma (Taf. XVII Fig. 17 *sl*) umgeben, das aber hier und da schon Unterbrechungen zeigt; doch bildet noch jeder Muskel für sich ein deutlich von den andern Muskeln der Gruppe abgegrenztes Ganzes. In der näheren Umgebung der degenerierenden Muskeln, zuweilen, aber nur selten, auch in den Spalten zwischen den einzelnen Muskelschollen finden sich in mäßiger, durchaus nicht auffallend großer Anzahl Leucocyten (Taf. XVII Fig. 17 *leuk*), die in ihrem Inneren außer dem Kern keinerlei feste Bestandteile enthalten. Es läßt sich aber deutlich erkennen, daß die Leucocyten nicht den Zerfall der Muskeln in einzelne Schollen veranlassen, sondern daß dieser ohne Mitwirkung der Leucocyten, rein aus inneren Ursachen, wie man wohl annehmen muß, erfolgt.

Die Degeneration der hier in Rede stehenden Muskelgruppe macht rasch Fortschritte, so daß bereits bei einer am zweiten Tage der Puppenruhe fixierten Puppe von den einzelnen Muskeln der Gruppe, die am ersten Tage noch, jeder für sich, scharf abgegrenzt waren, nichts mehr zu erkennen ist. Das Sarcolemma der Muskeln ist zerstört, und je mehrere Muskeln der Gruppe bilden zusammen eine größere, aus Schollen contractiler Substanz und Kernen bzw. Kernbruchstücken bestehende Masse (Taf. XVII Fig. 19). Die Zahl der in der Nähe der degenerierenden Muskelmasse befindlichen Leucocyten ist außerordentlich gering; feste Bestandteile sind auch auf diesem Stadium in den Leucocyten nicht zu erkennen.

Drei Tage später, also am fünften Tage nach der Puppenhäutung, ist von der hier besprochenen degenerierenden Muskelgruppe gar nichts mehr zu sehen, die Muskeln sind völlig zerstört und verschwunden. Dafür aber befinden sich an den Stellen, wo früher die hier besprochenen Muskeln gelegen haben, zahlreiche Leucocyten, die fast alle in ihrem Inneren mehrere feste Bestandteile

enthalten (Taf. XVII Fig. 20); dies letztere ist auch bei der Mehrzahl der im ganzen Puppenthorax verstreut oder in Gruppen beisammen liegenden Leucocyten der Fall. Die in den Leucocyten gelegenen festen Bestandteile sind zum Teil hellrot gefärbt und dann wohl als Bruchstücke der eigentlichen Muskelsubstanz aufzufassen, zum Teil zeigen sie die intensiv dunkle Färbung, wie sie oben von den Kernen bzw. Kernbruchstücken der degenerierenden Muskeln beschrieben wurde; bisweilen sind diese in den Leucocyten gelegenen tiefdunklen Körper, welche wohl mit den erwähnten Muskelkernen oder Bruchstücken von solchen identisch sind, noch von der hellrot gefärbten Muskelsubstanz umgeben.

Es scheint also, als ginge die Degeneration der Muskeln auch hier, wie in vielen andern Fällen, so vor sich, daß der Zerfall der Muskeln ohne die Mitwirkung der Leucocyten einsetzt und fortschreitet, bis die ganze Muskelmasse in lauter einzelne kleine Stückchen zerfallen ist; erst dann beginnt die Beteiligung der Leucocyten, indem diese die kleinen Bruchstücke der Muskeln in sich aufnehmen, sie auf diese Weise aus dem Wege schaffen und sie zu anderweitiger Verwendung bei den weiteren Umwandlungs- und Aufbauprozessen des Imagokörpers geeignet machen.

Um festzustellen, ob die Behandlung einer Puppe mit Kälte einen Einfluß auch auf die in der Puppe stattfindenden Degenerationsvorgänge ausübt, und wenn dies der Fall, welcher Art dann dieser Einfluß ist, untersuchte ich bei einer Puppe vom fünften Tage, die zwei Tage in einer Kältemischung von etwa — 8° C. und einen Tag im Eisschrank zugebracht hatte, dieselbe Muskelgruppe, deren Degeneration ich oben von einer unter normalen Bedingungen gehaltenen Puppe beschrieben habe. Bei der normalen Puppe war, wie angegeben, von der in Rede stehenden Muskelgruppe am fünften Tage nichts mehr zu sehen, nur die Leucocyten enthielten noch Überreste davon. Bei der mit Kälte behandelten Puppe dagegen sind am fünften Tage die Muskeln der betreffenden Gruppe noch vollkommen erhalten, sie befinden sich etwa auf dem Stadium der Degeneration, wie ich es oben von einer Puppe vom ersten Tage beschrieben habe: Ihre contractile Substanz zerfällt in einzelne große Schollen, während die Muskelkerne ganz regellos im Muskel zerstreut liegen. Das Sarcolemma ist erst an einigen Stellen unterbrochen. In den Leucocyten sind noch keine Muskelbruchstücke zu sehen (Taf. XVII Fig. 18).

Auf Grund dieser Befunde komme ich zu dem Schluß, daß nicht nur die Neubildungsprozesse, wie die Entwicklung der Flügel

und ihrer Muskulatur, sondern auch die im Puppenkörper sich abspielenden Degenerationsvorgänge dadurch zum völligen Stillstand gebracht werden können, daß die Puppe in eine niedrige Temperatur gebracht wird, in welcher sie längere Zeit verbleibt.

4. Der Vorderdarm.

Zu den Organen des Puppenkörpers, die während der Metamorphose zwar nicht gänzlich neu entstehen, wohl aber durchgreifende Umbildungsvorgänge durchzumachen haben, gehört in erster Linie der Darmkanal, und zwar gilt dies für alle drei Abschnitte des Darmes: Vorder-, Mittel- und Enddarm, von denen jeder für sich beträchtlichen Umwandlungen unterliegt. Im folgenden soll nur auf die Erscheinungen am Vorderdarm näher eingegangen werden, doch bemerke ich, daß ich ganz ähnliche Einwirkungen, wie die Kälte sie auf die Vorgänge am Vorderdarm ausübt, auch am Mittel- und Enddarm habe feststellen können.

Bei einer Puppe vom zweiten Tage, die unter normalen Bedingungen gehalten worden war, besteht der Vorderdarm auf einem, etwa die Mitte des Vorderdarmes treffenden Querschnitte aus etwa zwölf Zellen. Diese Zellen sind im Verhältnis zum Durchmesser des ganzen Darmquerschnittes von beträchtlicher Größe und enthalten je einen großen, dunkelblau gefärbten Kern, sowie häufig Vacuolen von verschiedener Größe (Taf. XVII Fig. 21). Eine Darmintima ist nicht zu erkennen, dagegen liegt im Darmlumen ein hellrot gefärbter Körper, der wohl eine abgestoßene, zusammengeballte und in Zerstörung befindliche Intima darstellt (Taf. XVII Fig. 21 *int*).

Wie bereits erwähnt wurde, ist der hier kurz beschriebene Querschnitt ungefähr der Mitte des ganzen Vorderdarmes — vom Mund bis zum vorderen Imaginalring gerechnet — entnommen. Im wesentlichen stimmen aber sowohl weiter vorn als auch weiter hinten gelegene Querschnitte mit dem oben beschriebenen überein, nur nahe dem Imaginalring ist die Zahl der den Darmquerschnitt bildenden Zellen etwas größer. Von dem sogenannten Saugmagen, der während der Metamorphose als eine dorsale Aussackung des Vorderdarmes entsteht, ist auf dem vorliegenden Stadium noch nichts zu sehen.

Dagegen erkennt man bei einer normalen Puppe vom fünften Tage auf Querschnitten durch die hintere Region des Vorderdarmes, also nahe dem vorderen Imaginalring, daß der Saugmagen jetzt vor-

handen ist. Es fällt nämlich auf einem derartigen Schnitt (Taf. XVIII Fig. 22) sofort auf, daß anscheinend zwei Darmquerschnitte übereinander, ein ventraler und ein dorsaler Zellring, vorhanden sind. Letzterer ist der Querschnitt des sogenannten Saugmagens, während wir in dem ventralen Zellring den Querschnitt des eigentlichen Vorderdarmes vor uns haben.

Betrachten wir zunächst den Vorderdarmquerschnitt, also den ventral gelegenen Zellring (Taf. XVIII Fig. 22 *vd*): Der Durchmesser des Vorderdarmes ist hier weit größer als bei der Puppe vom zweiten Tage. Deshalb erscheinen auch die Vorderdarmzellen, deren Zahl in der hinteren Region dieses Darmabschnittes auf dem Schnitt etwa 50 beträgt, im Verhältnis zum Durchmesser des ganzes Darmes viel kleiner als die Vorderdarmzellen vom zweiten Tage (Taf. XVIII Fig. 22 *vd*). Die Kerne der Zellen sind stark gefärbt, das Protoplasma enthält keine Vacuolen. Jede Zelle entsendet an ihrem dem Darmlumen zugewandten Rand nach innen je mehrere feine Fortsätze von ziemlich beträchtlicher Länge. Bei schwacher Vergrößerung wird durch diese dunkelblau gefärbten Fortsätze ungefähr der Eindruck eines Stäbchensaumes hervorgerufen. Im Inneren des Darmes liegt ein rötlich gefärbter Ring, in welchem wir wohl ein ähnliches Gebilde zu erblicken haben, wie es Deegener (1908) unter der Bezeichnung »Hüllhaut« im Vorderdarm der Raupe von *Malacosoma* beschreibt (Taf. XVIII Fig. 22 *hh*). Innerhalb dieses Ringes liegt eine ebenfalls rötlich gefärbte Masse (Taf. XVIII Fig. 22 *int*), die wohl als abgestoßene Darmintima aufzufassen ist.

Dorsal von dem soeben beschriebenen Zellring, dem Querschnitt des eigentlichen Vorderdarmes, liegt nun, wie gesagt, noch ein zweiter, ganz ähnlicher Zellring (Taf. XVIII Fig. 22 *sm*), in welchem wir einen Querschnitt durch den Saugmagen, und zwar durch den vorderen, engeren Teil desselben vor uns haben; nach hinten zu wird der kreisförmige Querschnitt des Saugmagens allmählich größer und nimmt eine ovale Gestalt an. Auf dem vorliegenden Schnitt zeigt der den Saugmagen darstellende Zellring eine große Ähnlichkeit mit dem ventral von ihm gelegenen Querschnitt des Vorderdarmes, so daß ich hier nur kurz auf einige wenige und geringfügige Unterschiede zwischen beiden hinzuweisen brauche: Die Zellen des Saugmagens sind meist durch deutlich erkennbare Zellgrenzen voneinander getrennt, was bei denen des Vorderdarmes nur selten der Fall ist; außerdem sind die Saugmagenzellen etwas größer als die des Vorderdarmes. Die Protoplasmafortsätze, welche die Zellen des Saugmagens

ebenso wie die des Vorderdarmes entsenden, sind nur kurz. Wie im Vorderdarm, so liegt auch im Inneren des Saugmagens ein rötlich gefärbter Ring, der aber seinerseits keine abgelöste Darmintima umschließt, wie das beim Vorderdarm der Fall ist.

Der oben beschriebene Querschnitt durch den Vorderdarm einer Puppe von zweiten Tage (Taf. XVII Fig. 21) lag, wie angegeben, etwa in der Mitte der ganzen Länge des Vorderdarmes. Betrachten wir nun noch einen ebenfalls der Mitte des Vorderdarmes entnommenen Querschnitt durch den Darm einer Puppe vom fünften Tage, so sehen wir, daß dieser Querschnitt einerseits sich wesentlich von dem durch den Vorderdarm einer Puppe vom zweiten Tage unterscheidet, anderseits aber auch ein gänzlich andres Aussehen hat, als der oben beschriebene, nahe dem vorderen Imaginalring gelegene Vorderdarmquerschnitt der normalen Puppe vom fünften Tage. Der Vorderdarm sieht also am fünften Tage der Puppenruhe nicht in seinem ganzen Verlauf gleichartig aus: In der Nähe des vorderen Imaginalringes hat er das oben näher beschriebene Aussehen; von der Abgangsstelle des Saugmagens an nach vorn aber bietet er etwa folgendes Bild: Ein schmaler Protoplasmaring, in welchem keine Spur von Zellgrenzen zu sehen ist, enthält nur sehr wenige, außerordentlich langgestreckte schmale Kerne. Im Inneren des Darmes liegt eine »Hüllhaut«, die ihrerseits eine abgelöste Darmintima umschließt (Taf. XVIII Fig. 23).

Ein Vergleich der Vorderdarmquerschnitte vom fünften Tage mit dem Vorderdarmquerschnitt vom zweiten Tage ergibt mithin, daß der Vorderdarm am fünften Tage bereits ein wesentlich andres Aussehen hat als am zweiten Tage der Puppenruhe. Ob wir am fünften Tage schon das definitive Imagodarmepithel vor uns haben oder vielleicht erst ein Puppendarmepithel, das erst durch weitere Umwandlungen zum imaginalen wird, das zu beurteilen, reichen die von mir untersuchten Puppenstadien nicht aus. Das aber ist wohl sicher, daß der Vorderdarm am fünften Tage nicht mehr von dem ursprünglichen larvalen Darmepithel gebildet wird, das auf dem Querschnitt durch die Puppe vom zweiten Tage wohl noch vorliegt. Der Hauptunterschied zwischen dem Vorderdarm vom fünften Tage und dem vom zweiten Tage besteht jedoch darin, daß bei der älteren Puppe der Saugmagen als eine dorsale Aussackung des Vorderdarmes bereits weit ausgebildet ist, während man bei der jüngeren Puppe auch auf Darmquerschnitten in der Nähe des vorderen Imaginalringes noch keine Spur dieses Organs findet.

Gehen wir nun noch zu einer Betrachtung des Vorderdarmquerschnittes bei einer Puppe vom fünften Tage über, die zwei Tage in einer Kältemischung von etwa — 8° C. und einen Tag im Eisschrank zugebracht hat (Taf. XVIII Fig. 24): Auf den ersten Blick sieht man, daß der Vorderdarmquerschnitt dieser Puppe, der etwa der Mitte des in seinem ganzen Verlauf ziemlich gleichartig aussehenden Vorderdarmes entnommen ist, noch fast dasselbe Aussehen hat wie der Vorderdarmquerschnitt bei der Puppe vom zweiten Tage, und daß er wie dieser letztere von dem Vorderdarmquerschnitt der normalen Puppe vom fünften Tage durchaus verschieden ist: Etwa zwölf große Zellen mit je einem umfangreichen Kern und häufig einer oder mehreren Vacuolen bilden, ebenso wie bei der normalen Puppe vom zweiten Tage, den Vorderdarmquerschnitt einer mit Kälte behandelten Puppe vom fünften Tage; im Inneren des Darmes liegt eine abgelöste Chitinintima. Der Hauptunterschied dieses Vorderdarmes von dem einer normalen Puppe vom fünften Tage ist der, daß bei der mit Kälte behandelten Puppe noch ebensowenig auch nur eine Spur des Saugmagens vorhanden ist, wie bei einer normalen Puppe vom zweiten Tage. Während bei Puppen, die bei normaler Temperatur gehalten werden, sich zwischen dem zweiten und fünften Tage die dorsale Wand des Vorderdarmes an einer bestimmten Stelle zur Bildung des Saugmagens aussackt, unterbleibt die Bildung dieses Organs, wenn innerhalb der angegebenen Zeit die Puppe nicht bei normaler Temperatur gehalten, sondern niederen Frostgraden ausgesetzt wird.

Aus den über das Verhalten des Vorderdarmes bei den verschiedenen Puppen angegebenen Tatsachen geht wohl klar hervor, daß auch in der Entwicklung des Darmkanales, während die betreffende Puppe sich in der Kältemischung und im Eisschrank befand, ein vollkommener Stillstand eingetreten ist, so daß die mit Kälte behandelte Puppe am fünften Tage der Puppenruhe noch dasselbe Darmquerschnittsbild aufweist, wie eine normale Puppe am zweiten Tage nach ihrer Puppenhäutung.

5. Die Geschlechtsorgane.

Im Hinblick auf die Vererbung erworbener Eigenschaften ist es von besonderem Interesse, festzustellen, ob die Behandlung einer Puppe mit Kälte auch auf die in Entwicklung begriffenen Geschlechtszellen einen Einfluß ausübt und wohl gar sichtbare Veränderungen an ihnen hervorruft. Dies letztere ist, wie ich auf Grund meiner Untersuchungen angeben kann, nicht der Fall: Ich konnte weder an

den Kernen noch am Protoplasma der Geschlechtszellen von Puppen, die mit Kälte behandelt worden waren, irgend welchen Unterschied gegenüber den Geschlechtszellen normaler Puppen konstatieren. Wenn also, wie man annehmen muß, die Keimzellen von der Kälte derartig beeinflußt werden, daß sie dieselben Falteraberrationen hervorbringen können, die infolge der Kälteeinwirkung auf eine Puppe entstehen, wie das z. B. für *Arctia caja* nachgewiesen ist, so lassen sich doch die durch die Kälte an den Keimzellen hervorgerufenen Veränderungen, bei *Vanessa urticae* wenigstens, auf mikroskopischem Wege nicht feststellen.

Dagegen deuten folgende Tatsachen darauf hin, daß die Kälte nicht ganz ohne Einfluß auf die Entwicklung der Keimzellen bleibt, sondern daß sie diese in demselben Sinne beeinflußt, wie die Entwicklung der Flügel, der Muskeln und des Darmkanals.

Die Hodenfollikel einer normalen Puppe vom zweiten Tage (Taf. XVIII Fig. 25) enthalten fast nur Vorstadien der Spermatozoen, nämlich Spermatogonien, Spermatocyten und Spermatiden, während die Bündel fertiger oder fast fertig ausgebildeter Spermatozoen (Taf. XVIII Fig. 25 *spz*) nur in spärlicher Anzahl vorkommen. Viele der erwähnten Vorstadien befinden sich in Teilung.

Bei einer am fünften Tage fixierten Puppe, die unter normalen Temperaturbedingungen geblieben war, sind die Hodenfollikel fast ganz erfüllt von den Bündeln fertiger oder fast fertig entwickelter Spermatozoen (Taf. XVIII Fig. 26 *spz*), nur nahe der Außenwand des Hodens, und zwar hauptsächlich an seiner lateralen Wandung, liegen noch Gruppen von Vorstadien der Spermatozoen.

Die Hodenfollikel einer mit Kälte behandelten Puppe vom fünften Tage aber bieten fast genau dasselbe Bild dar, wie die Hodenfollikel einer normalen Puppe vom zweiten Tage: Sie enthalten nur wenige Bündel von Spermatozoen (Taf. XVIII Fig. 27 *spz*), der größte Teil ihres Raumes ist erfüllt mit den Vorstadien der Spermatozoen.

Während also unter normalen Bedingungen am fünften Tage der Puppenruhe die Keimzellen zum größten Teil schon die Gestalt fertiger Spermatozoen angenommen haben, befinden sie sich bei einer mit Kälte behandelten Puppe am fünften Tage der Mehrzahl nach noch im Stadium von Spermatogonien, Spermatocyten und Spermatiden. Die Einwirkung der niederen Temperatur auf die Puppe hat also auch die Entwicklung der Keimzellen, ebenso wie die der Flügel, der Muskulatur und des Darmkanals, zum Stillstande gebracht.

Zusammenfassung und theoretische Verwertung der Untersuchungsergebnisse.

Vier verschiedene Organe bzw. Organsysteme der Puppen habe ich auf ihr Verhalten während der Behandlung mit Kälte untersucht: Die Flügel, die Muskulatur, den Darmkanal und die Geschlechtsorgane. Was ich im Verlauf meiner Untersuchungen habe feststellen können, sei hier noch einmal kurz zusammengefaßt.

An den Flügeln einer unter normalen Bedingungen sich ausbildenden Puppe haben sich am fünften Tage der Puppenruhe bereits alle Differenzierungen vollzogen, Schuppen und Haare haben einen hohen Grad der Ausbildung erreicht, der Flügel hat, um zum fertigen Falterflügel zu werden, im wesentlichen nur mehr Wachstumsvorgänge sowie den Prozeß der Ausfärbung durchzumachen. Dagegen stehen bei einer etwa gleichalterigen mit Kälte behandelten Puppe die Differenzierungsvorgänge noch auf einer sehr niederen Stufe: Die Bildungszellen für Schuppen und Haare sind erst in geringem Grade und kleiner Anzahl von den übrigen Hypodermiszellen differenziert, von den aus ihnen hervorgehenden Gebilden, den Schuppen und Haaren, ist noch nichts zu sehen. Der ganze Flügel gleicht in seiner Ausbildung dem einer um 72 Stunden jüngeren normalen Puppe, woraus man für die mit Kälte behandelte Puppe den Schluß ziehen muß, daß ihre Flügelentwicklung während der 72 Stunden, welche die Puppe teils in der Kältemischung, teils im Eisschrank zubrachte, vollkommen stillgestanden hat.

Die Flügelmuskulatur besteht bei einer normalen Puppe vom fünften Tage aus je fünf rechts und links vom Rückengefäß übereinander angeordneten Muskelpaketen, zeigt also schon dieselbe Lage und Anordnung wie die Flügelmuskulatur beim ausgebildeten Schmetterling, nur daß die Muskelpakete im Lauf der weiteren Entwicklung noch an Umfang zunehmen müssen. Bei einer ungefähr gleich alten, mit Kälte behandelten Puppe, ist die Trennung der jederseits vom Rückengefäß gelegenen einheitlichen Anlage der Flügelmuskulatur in je fünf Pakete noch nicht eingetreten, die Muskulatur steht in jeder Hinsicht noch auf demselben Stadium der Ausbildung, wie bei einer um 3 Tage jüngeren normalen Puppe.

Die Degeneration einer bei der Metamorphose funktionslos werdenden Muskelgruppe ist am fünften Tage der Puppenruhe unter normalen Verhältnissen bereits vollendet, von den betreffenden Muskeln sind nur in den Leucocyten noch Reste zu finden. Nicht so dagegen

bei einer mit Kälte behandelten Puppe, bei welcher vielmehr die Muskeldegeneration sich am fünften Tage noch in einem Stadium befindet, wie es bei normalen Puppen am zweiten Tage gefunden wird. Es läßt sich also wohl mit Bestimmtheit behaupten, daß sowohl in der Neubildung als auch in der Degeneration von Muskeln, während die Puppe sich in der Kältemischung und im Eisschrank befindet, ein merkbarer Fortschritt nicht festzustellen ist.

Der Vorderdarm einer normalen Puppe vom fünften Tage zeigt ein wesentlich andres Aussehen als am zweiten Tage der Puppenruhe; der Hauptunterschied zwischen beiden besteht darin, daß am fünften Tage der Saugmagen bereits gebildet ist, während man am zweiten Tage noch keine Spur davon findet. Auch bei einer mit Kälte behandelten Puppe ist am fünften Tage von einem Saugmagen noch nichts zu sehen, wie denn überhaupt eine völlige Gleichheit zwischen dem Aussehen des Vorderdarmes einer mit Kälte behandelten etwa 5 Tage alten und einer normalen etwa 2 Tage alten Puppe zu konstatieren ist. Auf Grund dieser Gleichheit darf man also wohl auch für den Darmkanal einen Entwicklungsstillstand während der Frostperiode annehmen.

Die Geschlechtsorgane der von mir untersuchten Puppen endlich enthielten bei einer normalen Puppe vom zweiten Tage und ebenso bei einer mit Kälte behandelten vom fünften Tage die Geschlechtszellen zum weitaus größten Teil in Form von Spermatocyten und Spermatiden, während bei einer normalen Puppe vom fünften Tage die ganz oder doch fast ganz fertig ausgebildeten Spermatozoen an Zahl bei weitem überwogen. Aus diesem Umstand darf man wohl den Schluß ziehen, daß durch die Einwirkung der niederen Temperatur auch in der Umwandlung von Spermatocyten und Spermatiden zu fertigen Spermatozoen ein Stillstand veranlaßt worden ist.

Ich glaube somit gezeigt zu haben, daß das, was bisher aus dem späteren Ausschlüpfen der mit niederen Temperaturen behandelten Falter, sowie auch noch aus andern Anzeichen geschlossen wurde, tatsächlich der Fall ist: Daß nämlich infolge der Einwirkung von Frost auf Puppen von *Vanessa urticae* in der Tat die gesamte innere Metamorphose zum völligen Stillstand kommt, und zwar sowohl die Neu- und Umbildungsprozesse, als auch die Vorgänge der Degeneration. Daß wirklich die gesamte innere Metamorphose stillsteht, darf man wohl als sicher annehmen, nachdem bei einigen der hauptsächlich an den Vorgängen der Metamorphose beteiligten Organen und Organ-

systemen der Puppe ein solcher Stillstand sich hat feststellen lassen.

Die Grundannahme E. Fischers, auf welcher seine ganze »Hemmungstheorie« aufgebaut ist, hat sich somit als richtig erwiesen: Frosttemperaturen bringen tatsächlich die Entwicklung zum Stillstand. Auch eine weitere Annahme Fischers, daß nämlich der Stillstand in der Entwicklung bei Einwirkung niederer Temperatur »fast plötzlich« (Fischer 1907) eintritt, wird, glaube ich, durch die Ergebnisse meiner Untersuchungen als zutreffend bestätigt: Die mit Kälte behandelten Puppen haben sich, als sie schon in der Kältemischung waren, nicht erst noch einige Zeitlang weiter entwickelt, ehe die Entwicklung zum Stillstand kam, sondern auf genau demselben Stadium der Entwicklung, das die am zweiten Tage der Puppenruhe getöteten normalen Puppen zeigen, findet man, wie oben dargelegt wurde, auch noch die mit Kälte behandelten Puppen vom fünften Tage. Aus eben diesem letztgenannten Umstand glaube ich auch schließen zu dürfen, daß die Weiterentwicklung noch nicht sogleich wieder einsetzt, wenn die Puppen aus der Kältemischung in den Eisschrank, also in eine relativ viel wärmere Temperatur gebracht werden, sondern daß erst ganz allmählich die Entwicklung wieder in Gang kommt.

Daß wichtige Lebensfunktionen, wie Reizbarkeit und Bewegungsfähigkeit, bei den mit Kälte behandelten Puppen nach der im Eisschrank verbrachten Zeit jedoch bereits wieder in vollem Umfang vorhanden waren, konnte ich an den Bewegungen erkennen, mit denen der Hinterleib solcher Puppen auf Reizungen reagierte. Sehr lebhaft waren diese Bewegungen, wenn die Puppen zwecks Fixierung in heiße Sublimatlösung gebracht wurden. Es ist daher auch ausgeschlossen, daß mir etwa zufällig Puppen zur Untersuchung vorgelegen hätten, die schon sehr bald nach ihrer Verbringung in die Kältemischung gestorben waren und dann, da ihre Gewebe durch die Kälte gut konserviert wurden, mir einen Entwicklungsstillstand nur vorgetäuscht hätten.

Im Gegensatz zu dem von Fischer angenommenen Stillstand der Entwicklung, dessen tatsächliches Eintreten ich bei meinen Untersuchungen feststellen konnte, stehen die »schweren Stoffwechselstörungen«, welche nach der Annahme von M. v. Linden infolge der Einwirkung extremer Temperaturen eintreten und ihrerseits erst die Ursache der Falteraberrationen sein sollen. Die Art und Weise, wie Frostaberrationen z. B. entstehen, denkt M. v. Linden sich etwa fol-

gendermaßen: Zunächst werden infolge der starken Abkühlung die Körpersäfte der Puppe unterkühlt, bis ihre Temperatur einen gewissen Grad, den sog. »kritischen Punkt« (Bachmetjew 1900), erreicht hat. Jetzt tritt der sogenannte »Temperatursprung« (Bachmetjew) ein, d. h. die Temperatur steigt plötzlich bis zu einem nur wenig unter dem Nullpunkt gelegenen Grade empor, dem normalen »Erstarrungspunkt der Körpersäfte« — er liegt gewöhnlich bei etwa — 1,5° C. — und dabei beginnt zunächst ein Teil der Körpersäfte zu gefrieren. Von dem Eintreten des Gefrierens eines Teiles der Körpersäfte ist, nach M. v. Lindens Ansicht, das Zustandekommen der Falteraberrationen abhängig; ohne ein teilweises Gefrieren der Puppensäfte sollen, wie M. v. Linden meint, Frostaberrationen nicht entstehen können. Denn erst durch das Gefrieren der Körpersäfte sollen die »schweren Stoffwechselstörungen« hervorgerufen werden, welche in »ungenügender Oxydation« und damit verbundenen »Reductionsvorgängen« in den Geweben, sowie in einem »Zerfall des lebendigen Plasmas« bestehen, und die ihrerseits die Ursache für die aberrative Gestaltung, Färbung und Zeichnung des später der Puppe entschlüpfenden Falters sein sollen.

Nun ist aber, wie Fischer (1907) demgegenüber hervorhebt, das Gefrieren der Körpersäfte durchaus nicht eine unerläßliche Vorbedingung für das Zustandekommen von »Frostaberrationen«. Es treten vielmehr ab und zu schon bei + 2° bis + 3° C. Falter auf, welche die Merkmale typischer Frostaberrationen zeigen. Von einem Gefrieren der Körpersäfte kann bei dieser Temperatur natürlich nicht die Rede sein, wohl aber kann unter Umständen, wie Fischer — und wohl mit Recht — annimmt, »eine Puppe bei + 2°, + 3° C. ganz gehemmt werden«.

Es erscheint mir nun nicht unwahrscheinlich, daß auch bei Versuchen mit Temperaturen unter 0° die Puppen, um Aberrationen zu ergeben, keineswegs bis zu ihrem kritischen Punkt, d. h. bis zum Beginn der Erstarrung ihrer Säfte abgekühlt werden müssen. So möchte ich es z. B. für durchaus möglich halten, daß bei meinen eignen, zum Zweck der vorliegenden Untersuchungen angestellten Versuchen die Puppen, trotz der niederen Temperatur von — 8° C. im Mittel, nicht bis zu ihrem kritischen Punkt abgekühlt worden sind. Ich glaube auf Grund der Angaben von Bachmetjew (1900) zu der Annahme dieser Möglichkeit berechtigt zu sein: Der genannte Forscher hat für verschiedene *Vanessa*-Arten, unter Berücksichtigung einer Reihe von Faktoren, die für die Lage des

kritischen Punktes maßgebend sind, folgende Mittelwerte für den kritischen Punkt festgestellt:

Vanessa atalanta	— 11,8° C.,
Vanessa polychloros	— 12,4° C.,
Vanessa io	— 10,8° C.,
Vanessa levana	— 12,7° C.

Der kritische Punkt für *Vanessa urticae* ist hier nicht angegeben, und auch sonst habe ich keine Äußerung über denselben gefunden. Ich glaube nun aber annehmen zu dürfen, daß der kritische Punkt bei der von mir untersuchten *Vanessa urticae* ungefähr in derselben Temperaturregion, wenn ich mich so ausdrücken darf, jedenfalls aber nicht wesentlich höher gelegen sein wird wie der der übrigen *Vanessa*-Arten, daß also der Wert für den kritischen Punkt von *Vanessa urticae* im Mittel nicht über — 10° C. nach oben hinausgehen wird. Bei den von mir angestellten Versuchen betrug die mittels einer Kältemischung hergestellte Temperatur im Durchschnitt etwa — 8° C., wobei allerdings Schwankungen in mäßigen Grenzen nach oben sowohl wie nach unten, jedoch wohl immer nur für kürzere Zeit, vorgekommen sein mögen. Nach den oben aufgestellten Vermutungen über die Lage des kritischen Punktes bei *Vanessa urticae* halte ich es nun nicht für ausgeschlossen, daß Puppen von *Vanessa urticae* bei einer Temperatur von im Mittel etwa — 8° C. auch während längerer Exposition nicht bis zu ihrem kritischen Punkt abgekühlt werden, daß mit andern Worten bei der genannten Temperatur ihre Säfte sich noch im flüssigen Zustand befinden.

Noch ein zweites Argument glaube ich für die Richtigkeit meiner Annahme, daß die Körpersäfte der *Vanessa urticae*-Puppen bei meiner Versuchsanordnung nicht notwendig gefrieren mußten, anführen zu können; ja, ich denke sogar zeigen zu können, daß sie, wenn anders die Versuche erfolgreich sein sollten, bei der von mir angewandten Versuchsmethode nicht einmal gefrieren durften: Aus den von Bachmetjew gemachten Angaben geht hervor, daß, wenn einmal der Temperatursprung erfolgt ist, wenn also die Körpersäfte anfangen zu gefrieren, bei weiterer Abkühlung die Temperatur des Versuchstieres zwar langsamer als beim ersten Male, immerhin aber binnen verhältnismäßig kurzer Zeit wieder bis auf den kritischen Punkt, eventuell sogar, wenn die Temperatur der Umgebung tiefer als der kritische Punkt ist, noch unter denselben sinkt. Auf Grund der Ergebnisse seiner Versuche hat Bachmetjew ferner den Satz aufgestellt, »daß

ein Schmetterling dann stirbt, wenn die Temperatur seines Körpers nach dem Sprung wieder ungefähr bis auf diejenige heruntersinkt, bei welcher der Sprung stattfand«. Die Richtigkeit und Allgemeingültigkeit dieses Satzes weist Bachmetjew an der Hand von Tabellen nicht nur für Schmetterlinge, sondern auch für Käfer, Raupen und Schmetterlingspuppen nach. Käme es nun bei jedem Versuch, mittels tiefer Temperatur Frostaberrationen zu erzielen, wirklich zu dem sog. Temperatursprung und infolgedessen zu einem Gefrieren der Puppensäfte, so dürften die Puppen natürlich immer nur kurze Zeit der tiefen Temperatur ausgesetzt werden, damit sie nicht etwa zum zweiten Male bis auf den kritischen Punkt abgekühlt werden, was ja ihren Tod zur Folge haben würde. Das ist auch M. v. Lindens Ansicht: »Die Puppen werden«, so sagt die genannte Autorin, »täglich nur kurze Zeit der niederen Temperatur ausgesetzt, so daß der kritische Punkt jedesmal höchstens einmal erreicht werden kann.« Bei meinen Versuchen aber blieben die Puppen von *Vanessa urticae* volle 48 Stunden hintereinander ohne Unterbrechung in einer im Mittel etwa — 8° C. betragenden Temperatur. Hätten die Puppen sich während dieser Zeit bis zu ihrem kritischen Punkt abgekühlt und den Temperatursprung durchgemacht, so hätte die Erstarrung der Säfte begonnen, die Puppen hätten sich, da die äußere Temperatur dauernd gleich niedrig blieb, während der langen Expositionszeit zum zweiten Male bis auf ihren kritischen Punkt abkühlen müssen und wären, nach dem oben angeführten Satz von Bachmetjew, zugrunde gegangen. Dies letztere aber war tatsächlich nicht der Fall: Die zur Untersuchung gelangenden Puppen hatten alle durch Bewegungen ihres Hinterteils bei der Anwendung des heißen Fixierungsmittels bewiesen, daß sie bis zum Augenblick ihrer Fixierung noch am Leben waren. Auch daraus also glaube ich schließen zu dürfen, daß die Puppen bei meinen Versuchen nicht bis zu ihrem kritischen Punkt, d. h. also bis zum Beginn der Erstarrung ihrer Körpersäfte abgekühlt worden sein können, weil, wenn dies doch der Fall gewesen wäre, bei der Länge der Expositionszeit unbedingt der Tod der Puppen hätte eintreten müssen.

Demgemäß bin ich also der Ansicht, daß die Körpersäfte der Puppen von *Vanessa urticae* bei meiner Versuchsanordnung nicht gefroren waren — auch nicht teilweise —, sondern sich im Zustande der Unterkühlung befanden. Daß aber, trotzdem ein Gefrieren der Puppensäfte bei einer Expositionszeit von 48 Stunden nicht eintreten darf, geschweige denn muß, doch gute Aberrationen in günstigem

Prozentsatz entstehen können, das beweisen nicht nur die wenigen Exemplare, die ich zur Kontrolle der Frostwirkung ausschlüpfen ließ und die alle aberriert waren, sondern vor allem auch die zahlreichen entsprechenden Versuche mit *Vanessa urticae* und andern Schmetterlingspuppen, die von Herrn Geheimrat Weismann im hiesigen zoologischen Institut unter den oben angegebenen Bedingungen ausgeführt worden sind, und die stets, was den Prozentsatz der Aberrationen sowohl wie den Grad ihrer Abweichung von der Normalform anbetrifft, zu durchaus günstigen Resultaten geführt haben.

Der Umstand, daß die mit nicht-intermittierenden Expositionen ausgeführten Frostversuche so gute Erfolge gezeitigt haben, läßt aber, glaube ich, auch noch in andrer Hinsicht die v. Lindensche Ansicht über die Art der Entstehung von Frostaberrationen als nicht zutreffend erscheinen: Nehmen wir einmal an, M. v. Lindens Ansicht, daß die Puppensäfte während der Frostexposition wenigstens teilweise gefrieren und daß dadurch schwere, die Puppe schädigende Stoffwechselstörungen hervorgerufen werden, habe sich als richtig erwiesen. Bei Anwendung mehrerer kurzer, sog. intermittierender Expositionen kann sich dann die Puppe in den Pausen zwischen je zwei Expositionen immer wieder von der ihr während des Aufenthaltes in der niederen Temperatur zugefügten Schädigung, wenn auch nicht völlig, so doch wenigstens soweit »erholen«, daß sie den schädlichen Einflüssen weiterer Expositionen gewachsen ist, d. h. ihnen nicht zu erliegen braucht. Solche »Erholungspausen« stehen aber bei einer einmaligen ununterbrochenen Exposition von 48 Stunden Dauer dem Puppenorganismus nicht zur Verfügung; er ist, wenn wir, wie gesagt, einmal die v. Lindensche Ansicht als richtig annehmen, während des weitaus größten Teiles der Expositionszeit, nämlich von dem Moment an, wo das Gefrieren der Puppensäfte beginnt, ununterbrochen bis zum Ende der Exposition den ihn »schwer schädigenden« Einflüssen der niederen Temperatur ausgesetzt. Ich glaube nun annehmen zu dürfen, daß auch ein stärkerer Organismus, als eine Schmetterlingspuppe es ist, bei relativ so lange auf ihn einwirkenden schädigenden Einflüssen zugrunde gehen würde; wie viel eher eine Falterpuppe, deren Widerstandskraft gegen schwere Schädigungen infolge der in ihr sich abspielenden durchgreifenden Um- und Neubildungsprozesse schon ohnehin nicht gerade allzu stark sein dürfte. Träten also wirklich bei den Frostexperimenten, sei es infolge Gefrierens der Puppensäfte, sei es infolge irgend welcher andrer Umstände, schwere Stoffwechselstörungen und damit Schädigungen der Puppe ein, so müßte, meine ich,

bei einer 48 Stunden dauernden Exposition die Puppe diesen Schädigungen erliegen und zugrunde gehen. Der Umstand, daß solche 48stündigen Expositionen von den Puppen gut überstanden werden, spricht aber meines Erachtens dafür, daß »schwere Schädigungen« der Puppe in der Tat nicht stattfinden und daß trotzdem, wie das die oben erwähnten günstigen Resultate der hiesigen Frostexperimente beweisen, Frostaberrationen entstehen können.

Auch aus den Ergebnissen meiner Untersuchungen glaube ich schließen zu dürfen, daß eine »schwere Schädigung« der Puppe während der Frostexposition nicht stattfindet. Ich meine nämlich, daß solche Schädigungen, die ja in einem Plasmazerfall usw. bestehen sollen, sich auch bei mikroskopischer Untersuchung der Schnitte einer mit Frost behandelten Puppe müßten feststellen lassen, sei es durch Unterschiede in der Affinität der Puppengewebe zu den angewendeten Färbungsmitteln, sei es in irgend welchen andern Unterschieden gegenüber den Schnitten von normalen Puppen. Wie oben erwähnt, habe ich bei einer mit Frost behandelten Puppe ein andres Aussehen der Zellkerne gefunden als bei normalen Puppen; doch bestand dieser Unterschied im wesentlichen in einer verschiedenen Verteilung des Chromatins in den Kernen, und es erscheint mir sehr zweifelhaft, ob man eine solche Verschiedenheit als einen, und zwar den einzigen Ausdruck »schwerer Stoffwechselstörungen«, die noch dazu fast 48 Stunden lang gewährt haben müßten, wird ansehen können, zumal auch bei Puppen, die unter normalen Verhältnissen geblieben waren, bisweilen sich eine ähnliche Anordnung des Chromatins zeigt wie in den Kernen der mit Kälte behandelten, oben näher beschriebenen Puppe. Gänzlich möchte ich allerdings die Möglichkeit nicht in Abrede stellen, daß die verschiedenen Temperaturen, welchen die von mir untersuchten Puppen ausgesetzt waren, auf die Verteilung des Chromatins in den Kernen von Einfluß gewesen sein könnten, doch betone ich nochmals ausdrücklich, daß ich die in den Kernen der mit Kälte behandelten Puppen aufgefundene Chromatinverteilung durchaus nicht als den Ausdruck von »schweren Stoffwechselstörungen« ansehen zu müssen glaube. Da mit Ausnahme des Unterschieds im Aussehen der Kerne die Schnitte durch die mit Kälte behandelten Puppen, vor allem auch in der Färbung, den Schnitten durch normale Puppen ganz genau gleichen, so glaube ich auch daraus schließen zu dürfen, daß »schwere Stoffwechselstörungen« sich während der Frostexposition in den Puppengeweben nicht abgespielt haben; denn daß etwa vorhanden gewesene Anzeichen solcher Störungen nach den

24 im Eisschrank verbrachten Stunden bereits vollkommen wieder beseitigt, gewissermaßen rückgängig gemacht sein sollten, daß mit andern Worten eine etwaige »Erholung« der Puppe von schweren Schädigungen schon ganz beendet sein sollte, halte ich für nicht gerade wahrscheinlich, schon deshalb, weil bei der im Eisschrank herrschenden Temperatur die Lebensprozesse und somit auch etwaige Erholungsvorgänge im Puppenkörper immerhin noch recht langsam sich abspielen werden.

Wie aus dem bisher Gesagten hervorgeht, kann ich der Ansicht M. v. Lindens nicht beipflichten, daß Frostaberrationen nur dann entstehen, wenn ein Teil der Puppensäfte gefriert, und wenn durch dieses Gefrieren im Puppenorganismus schwere Stoffwechselstörungen hervorgerufen werden, die ihrerseits dann die eigentliche Ursache für die Entstehung der Frostaberrationen sein sollen. Ich bin vielmehr der Überzeugung, daß Frostaberrationen entstehen können, ohne daß es bei der Exposition überhaupt zu einem Gefrieren der Puppensäfte zu kommen braucht. Die bei einer Frostexposition eintretende Unterkühlung der Puppensäfte genügt meines Erachtens vollkommen, um Frostaberrationen hervorzurufen, die ja, wie Fischer (1907) angibt, bisweilen unter ganz besonders günstigen Umständen schon bei einer dicht über 0° gelegenen Temperatur entstehen können. Die starke Abkühlung bzw. die Unterkühlung der Puppensäfte kann meiner Ansicht nach, ohne daß erst der Puppenorganismus schwer geschädigt zu werden braucht, den Stoffwechsel und damit auch die Entwicklung der Puppe zum Stillstand bringen. Daß ein solcher Entwicklungsstillstand bei Frosteinwirkung tatsächlich eintritt, haben meine Untersuchungen gezeigt, und wie das E. Fischer auf Grund seiner langjährigen, durch zahlreiche Versuche gewonnenen Erfahrung immer wieder betont, kann man diesen Stillstand als die eigentliche Ursache für das Entstehen von Frostaberrationen ansehen, vorausgesetzt, daß er die Puppen während des sog. kritischen Stadiums trifft. Wie schon erwähnt glaube ich ferner, daß einerseits schon bei weniger tiefen, unter Umständen sogar schon bei etwas über 0° gelegenen Temperaturen ein Stillstand in der Entwicklung eintreten kann, und daß anderseits ein solcher Stillstand auch durch andre Faktoren, wie extrem hohe Wärme, Narcotica, mechanische Einflüsse usw., hervorgerufen werden kann, wie das beides ja ebenfalls von Fischer angenommen wird. Die Tatsache, daß durch Einwirkung so verschiedener äußerer Faktoren, wie Temperaturextreme, Narcotica usw., die glei-

chen Falteraberrationen hervorgerufen werden, wäre mithin so zu erklären, daß die betr. Faktoren nicht direkt, sondern auf indirektem Wege dadurch, daß sie alle den gleichen Zustand der Puppe, nämlich einen Entwicklungsstillstand veranlassen, die Entstehung gleicher Falteraberrationen bewirken. Besser noch bezeichnet man vielleicht nicht den Entwicklungsstillstand, sondern den Stillstand des Stoffwechsels im Puppenkörper als die Ursache der Aberrationen; denn der Entwicklungsstillstand ist wohl nur ein Anzeichen dafür, daß die Stoffwechselvorgänge in der Puppe wenn nicht ganz, so doch fast vollständig sistiert sind.

Es läßt sich nun sehr wohl denken, daß ein derartiger Stoffwechselstillstand nicht ohne Einfluß bleibt auf diejenigen Bestandteile des Puppenkörpers, die im Verlauf der weiteren Entwicklung die Färbung und Zeichnung des Falters »bestimmen« sollen, die Determinanten der Flügelschuppen. Einerseits könnte man annehmen, daß ein Teil derjenigen Determinanten, welche heutzutage die Flügelschuppen und deren Färbung bestimmen, infolge des Stoffwechselstillstandes Veränderungen erleiden, durch welche eine aberrative Färbung der von diesen Determinanten bestimmten Schuppen veranlaßt wird. Es wäre aber nicht recht erklärlich, weshalb durch diese Veränderungen so häufig gerade phyletisch ältere Zeichnungsmuster herauskommen sollten, wie das nach Weismann bei vielen unsrer heutigen *Vanessa*-Arten, u. a. auch bei *Vanessa urticae*, tatsächlich der Fall ist. Weismann zieht aus dieser letztgenannten Tatsache den Schluß: »daß im Keimplasma der modernen *Vanessa*-Arten noch mehr oder weniger Vorfahrendeterminanten neben den modernen enthalten sind«. »Man möchte«, fährt Weismann fort, »fast daran denken, ob diese die Kälte etwa besser ertragen als die modernen, weil ihre ursprünglichen Träger, die alten Arten der Eiszeit, an größere Kälte gewöhnt waren, doch stehen diesem Gedanken die Erfahrungen E. Fischers entgegen, nach welchem Forscher dieselben Aberrationen auch durch abnorm hohe Wärme erzielt werden können.« Da nun aber, wie wir annehmen, die Temperaturextreme, Frost sowohl wie Hitze, die gleiche Wirkung auf den Puppenorganismus ausüben, indem sie seinen Stoffwechsel und damit seine Entwicklung zum Stillstand bringen, so könnte man wohl daran denken, daß nicht die Kälte oder überhaupt die Temperaturextreme an sich, wohl aber der durch sie hervorgerufene Stoffwechselstillstand von den Vorfahrendeterminanten besser ertragen wird als von den modernen. Daß

während der Eiszeit ein Stoffwechselstillstand infolge der Einwirkung äußerer Faktoren, vornehmlich wohl der Kälte, bei den Puppen der Vorfahren unsrer *Vanessa urticae* häufig oder gar regelmäßig eingetreten sein kann und daß die Determinanten der damaligen Schmetterlinge sich an diesen Stoffwechselstillstand gewöhnt haben können, ist wohl denkbar. Heutzutage tritt normalerweise im Entwicklungsgang der Puppen von *Vanessa urticae* ein solcher Stoffwechselstillstand nicht ein, infolgedessen sind die modernen Determinanten an einen Stillstand des Stoffwechsels nicht gewöhnt. Wird nun durch irgend welche äußere Faktoren, wie Frost, Hitze usw., der Stoffwechsel und damit die Entwicklung dieser Puppen zum Stillstand gebracht, so werden die modernen Determinanten diesen Vorgang schlecht oder gar nicht ertragen können; im ersteren Fall werden sie geschwächt werden, im zweiten Fall aber werden sie gar gänzlich zugrunde gehen. In beiden Fällen aber wird es nun den, wie wir annehmen, noch vorhandenen Vorfahrendeterminanten, welche an einen Stoffwechselstillstand gewöhnt sind, vielleicht sogar eines solchen als Vorbedingung ihres Aktivwerdens bedürfen, gelingen, an Stelle der geschwächten oder vernichteten modernen Determinanten gewissermaßen die Leitung der weiteren Ausbildung des Schmetterlingsflügels zu übernehmen und so die Erscheinung des Rückschlags auf frühere phyletische Stadien, d. h. also die Aberration zu veranlassen.

Da meine hier zur Darstellung gebrachten Untersuchungen sich nur mit Puppen beschäftigten, die mit Frosttemperaturen behandelt worden waren, so habe ich den Versuch, mir ein Bild von der Entstehungsweise der Aberrationen zu machen, auch nur auf die Frostaberrationen beschränkt. Ob ein Stoffwechselstillstand und damit ein Stillstand in der Entwicklung tatsächlich auch durch Hitze, Narcotica usw. hervorgerufen wird — wie man das vorläufig annehmen muß, wenn man die durch die genannten Faktoren veranlaßten Aberrationen auf dieselbe Ursache wie die Frostaberrationen zurückführen will —, das zu beweisen wird die Aufgabe weiterer Untersuchungen in dieser Richtung sein müssen.

Literaturverzeichnis.

1) Bachmetjew, P. 1900. Der kritische Punkt der Insekten und das Entstehen von Schmetterlingsaberrationen. Ill. Zeitschr. Ent. V.

2) Deegener, P. 1908. Die Entwicklung des Darmkanals der Insekten während der Metamorphose. II. Teil. Zool. Jahrb. Bd. 26. Abt. Anat. Ontog.

3. Dorfmeister, Gg. 1864. Über die Einwirkung verschiedener während der Entwicklungsperioden angewendeter Wärmegrade auf die Färbung und Zeichnung der Schmetterlinge. Graz.
4. —— 1879. Über den Einfluß der Temperatur bei der Erzeugung von Schmetterlingsvarietäten. Mitteil. naturwiss. Ver. Steiermark.
5) Federley, H. 1905. Lepidopterologische Temperaturexperimente mit besonderer Berücksichtigung der Flügelschuppen. Helsingfors.
6 Fischer, E. 1895. Transmutation der Schmetterlinge infolge Temperaturveränderungen. Berlin.
7) —— 1907. Zur Physiologie der Aberrationen und Varietätenbildung der Schmetterlinge. Arch. Rass.- u. Gesellsch.-Biol. Bd. 4.
8) —— 1908. Das Urteil über die von Dr. Chr. Schröder gegebene Erklärung der Schmetterlingsfärbungen. Zeitschr. wiss. Insektenbiol. Bd. 4.
9) Friedmann, Fr. 1899. Über die Pigmentbildung in den Schmetterlingsflügeln. Arch. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. 54.
10) Frings, C. 1908. Bericht über Temperaturexperimente in den Jahren 1905—1907. Soc. entom. Jahrg. 23.
11) Karawaiew, W. 1898. Die nachembryonale Entwicklung von Lasius flavus. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 64.
12) Korotneff. 1892. Histolyse und Histogenese des Muskelgewebes bei der Metamorphose der Insekten. Biol. Centralbl. Bd. 12.
13) v. Linden, M. 1902. Zusammenfassende Darstellung der experimentellen Ergebnisse über den Einfluß der Temperatur während der Puppenentwicklung auf die Gestaltung, Färbung und Zeichnung der Schmetterlinge. Zool. Centralbl. Bd. 9.
14) —— 1904. Die Ergebnisse der experimentellen Lepidopterologie. Biol. Centralbl. Bd. 24.
15) —— 1904. Der Einfluß des Stoffwechsels der Schmetterlingspuppe auf die Flügelfärbung und Zeichnung des Falters. Arch. Rass.- u. Gesellsch.-Biol. Bd. 1.
16) 1905. Physiologische Untersuchungen an Schmetterlingen. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 82.
17) Mayer, Alfr. G. 1896. The development of the wing scales and their pigment in butterflies and moths. Bull. Mus. of Comparat. Zool. at Harward College. Bd. 29.
18) Schäffer, C. 1899. Beiträge zur Histologie der Insekten. Zool. Jahrb. Bd. 3. Abt. Anat. u. Ont.
19) Schröder, Chr. 1903. Kritik der von Herrn Dr. E. Fischer (Zürich) aus seinen »Lepidopterologischen Experimentalforschungen« gezogenen Schlüsse auf Grund einer neuen Erklärung des Wesens derselben. Allg. Z. f. Ent. Bd. 8.
20) Standfuss, M. 1898. Experimentelle zoologische Studien mit Lepidopteren. Denkschr. Schweiz. naturf. Gesellsch. Bd. 36.
21) Weismann, A. 1875. Studien zur Descendenztheorie. I. Über den Saisondimorphismus der Schmetterlinge. Leipzig.
22) —— 1902. Vorträge über Descendenztheorie. Jena.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen.

f Fortsätze der Vorderdarmzellen,
fsch Flügelscheide,
gm Grundmembran,
h Haare,
hbz Haarbildungszellen,
hh Hüllhaut
hypz Hypodermiszellen,
i.cu innere Cuticula,
i.mb imaginale Myoblasten,
leuk Leucocyten.
mb Myoblasten,
mk Muskelkerne,
mr Muskelreste,
n Kern,
sbz Schuppenbildungszellen,
sch Schuppen,
schb Schuppenbasis,
t.mb Myoblast in Teilung,
v Vacuole.

Tafel XVII und XVIII.

Fig. 1. Hypodermiszellen von der Oberseite des Vorderflügels einer 20 Stunden alten normalen Puppe. Comp.-Oc. 6, Ap. 2.

Fig. 2. Hypodermiszellen von der Unterseite desselben Flügels. Comp.-Oc. 6, Ap. 2.

Fig. 3. Hypodermiszellen von der Oberseite des Hinterflügels der 20 Stunden alten Puppe. Comp.-Oc. 6, Ap. 2.

Fig. 4. Hypodermiszellen von der Oberseite des Hinterflügels einer 42 Stunden alten normalen Puppe. Comp.-Oc. 6, Ap. 2.

Fig. 5. Hypodermiszellen von der Unterseite desselben Flügels. Comp.-Oc. 6, Ap. 2.

Fig. 6. Teilungsspindel in einer Schuppenbildungszelle von der Unterseite des Hinterflügels der 42 Stunden alten Puppe. Comp.-Oc. 6, Ap. 2.

Fig. 7. Teilungsspindel in einer Haarbildungszelle von der Oberseite desselben Flügels. Comp.-Oc. 6, Ap. 2.

Fig. 8. Hypodermiszellen von der Oberseite des Hinterflügels einer 42 Stunden alten normalen Puppe. Comp.-Oc. 6, Ap. 2.

Fig. 9. Hypodermiszellen, Schuppen, Haare und Flügelscheide von der Oberseite des Hinterflügels einer 103 Stunden alten normalen Puppe. Comp.-Oc. 6, Ap. 2.

Fig. 10. Hypodermis von der Unterseite des Vorderflügels (Rippenanlage) einer 108 Stunden alten normalen Puppe. Comp.-Oc. 6, Ap. 2.

Fig. 11. Hypodermiszellen von der Oberseite des Hinterflügels einer 114 Stunden alten mit Kälte behandelten Puppe. Comp.-Oc. 6, Ap. 2.

Fig. 12. Hypodermiszellen von der Oberseite desselben Flügels. Comp.-Oc. 6, Ap. 2.

Fig. 13. Äquatorialplatte ohne Spindelfasern in einer Haarbildungszelle von der Oberseite des Hinterflügels einer 114 Stunden alten mit Kälte behandelten Puppe. Comp.-Oc. 6, Ap. 2.

Fig. 14. Myoblasten und contractile Substanz aus der Flugmuskelanlage einer 20 Stunden alten normalen Puppe. Comp.-Oc. 6, Ap. 2.

Fig. 15. Myoblasten und contractile Substanz aus der Flugmuskelanlage einer 114 Stunden alten mit Kälte behandelten Puppe. Comp.-Oc. 6, Ap. 2.

Fig. 16. Flugmuskelanlage bei einer 103 Stunden alten normalen Puppe. Die Figur stellt das am meisten ventralwärts gelegene von den fünf Muskelpaketen einer Seite dar. Comp.-Oc. 4, Ap. 2.

Fig. 17. Gruppe degenerierender Muskeln bei einer normalen 20 Stunden alten Puppe. Comp.-Oc. 6, Ap. 4.

Fig. 18. Degenerierende Muskelgruppe bei einer 114 Stunden alten mit Kälte behandelten Puppe. Comp.-Oc. 6, Ap. 4.

Fig. 19. Dieselbe Muskelgruppe bei einer 42 Stunden alten normalen Puppe. Comp.-Oc. 6, Ap. 4.

Fig. 20. Leucocyten mit Muskelresten an der Stelle der in Fig. 17 und 18 abgebildeten Muskelgruppe aus einer 103 Stunden alten normalen Puppe. Comp.-Oc. 6, Ap. 2.

Fig. 21. Querschnitt aus der mittleren Region des Vorderdarmes einer 42 Stunden alten normalen Puppe. Comp.-Oc. 6, Ap. 2.

Fig. 22. Querschnitt durch den Saugmagen und Vorderdarm nahe dem vorderen Imaginalring bei einer 103 Stunden alten normalen Puppe. Comp.-Oc. 4, Ap. 8.

Fig. 23. Querschnitt aus der mittleren Region des Vorderdarmes derselben Puppe. Comp.-Oc. 6, Ap. 2.

Fig. 24. Querschnitt aus der mittleren Region des Vorderdarmes einer 114 Stunden alten mit Kälte behandelten Puppe. Comp.-Oc. 6, Ap. 2.

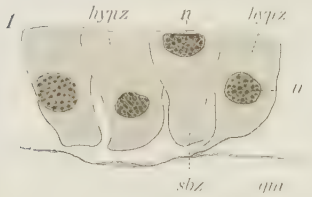
Fig. 25. Hodenfollikel einer 42 Stunden alten normalen Puppe. Comp.-Oc. 6, Ap. 16.

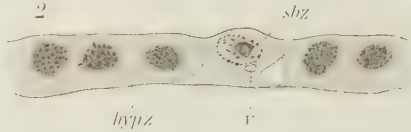
Fig. 26. Hodenfollikel einer 108 Stunden alten normalen Puppe. Comp.-Oc. 6, Ap. 16.

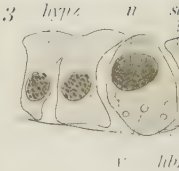
Fig. 27. Hodenfollike einer 100 Stunden alten mit Kälte behandelten Puppe Comp.-Oc. 6, Ap. 16.

Anmerkung: Sämtliche Figuren wurden mit Hilfe des Abbeschen Zeichenapparates auf Objekttischhöhe gezeichnet. Es kamen ausschließlich die Compensationsoculare (Oc.) und Apochromate (Ap.) von Zeiss zur Anwendung.

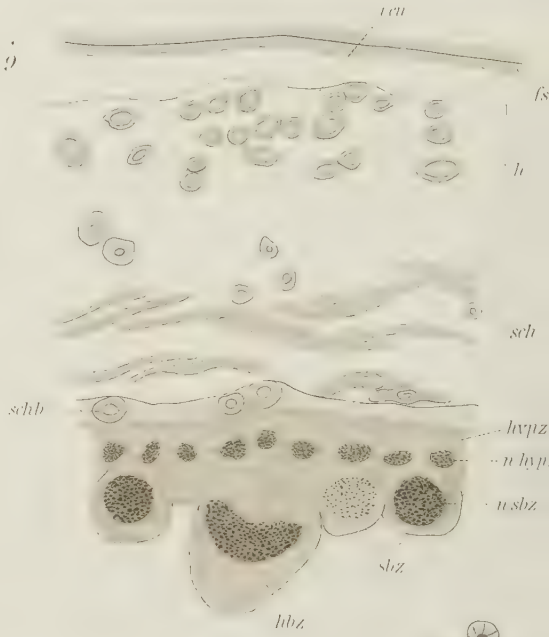
Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.


1
hypz
n
hypz
n
sbz
qm

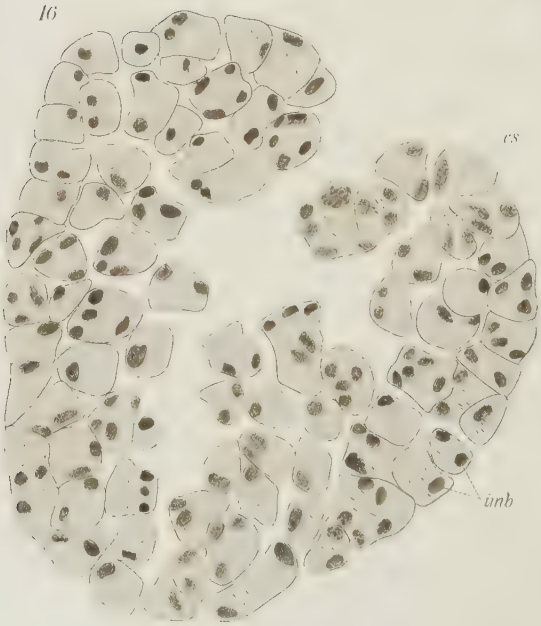

2
sbz
hypz
v


3
hypz
n
v
hbz

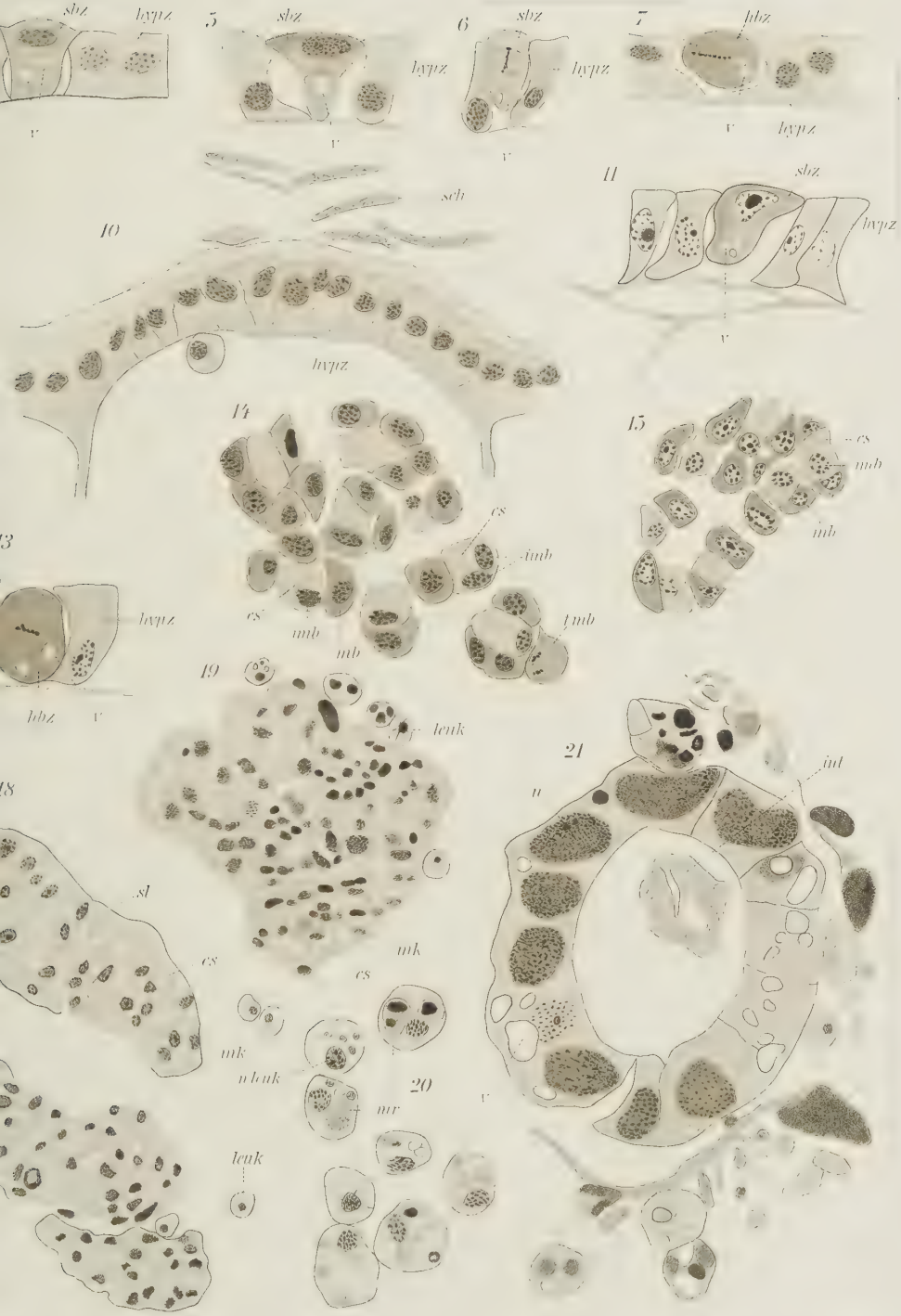
8
hbz
hypz

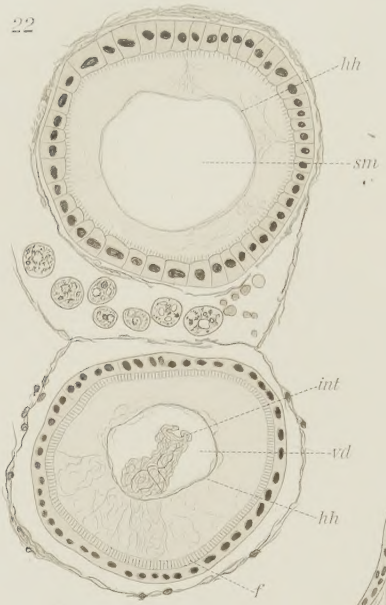

9
fs
h
sch
schb
hypz
n hyp
n sbz
sbz
hbz

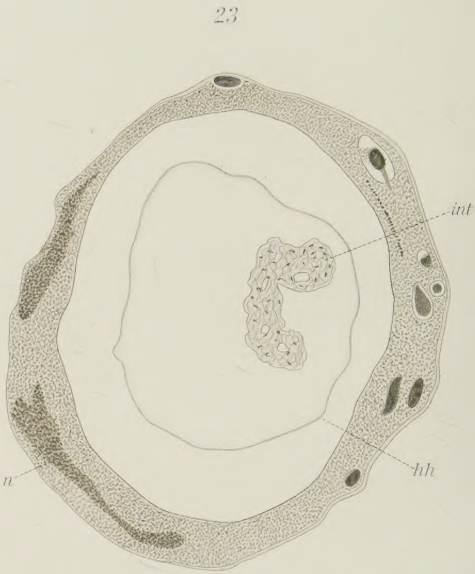
12
n hbz
hypz
v
hbz


16
cs
unb

17
mk
cs
leuk

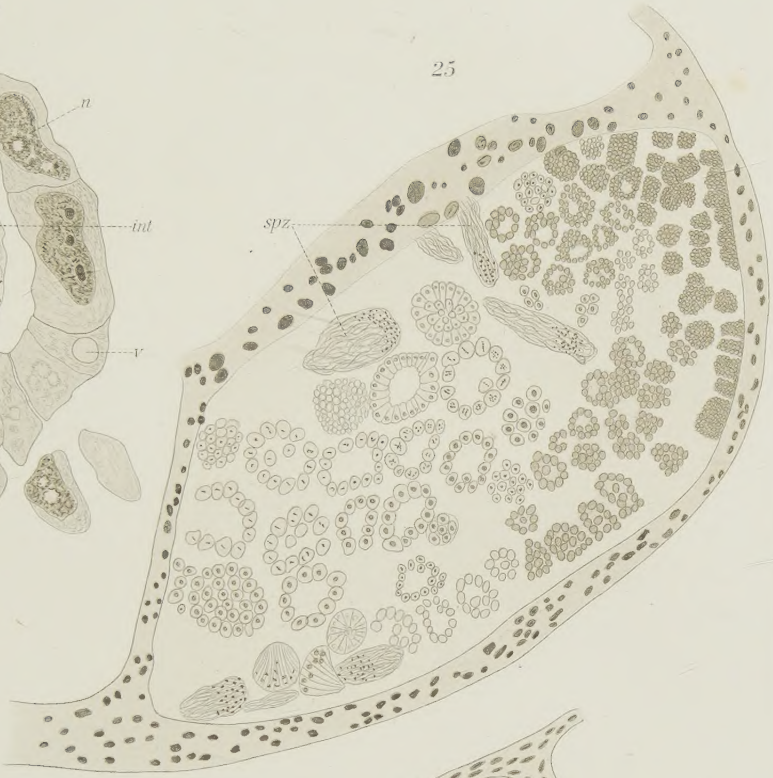

sbz
hypz
v
5
sbz
hypz
v
6
sbz
hypz
v
7
hbz
v
hypz
11
sbz
hypz
v
sch
10
hypz
14
cs
imb
cs
imb
mb
tmb
15
cs
imb
mb
13
hypz
hbz
v
19
leuk
mk
cs
21
int
n
v
18
sl
cs
mk
n leuk
20
mr
leuk

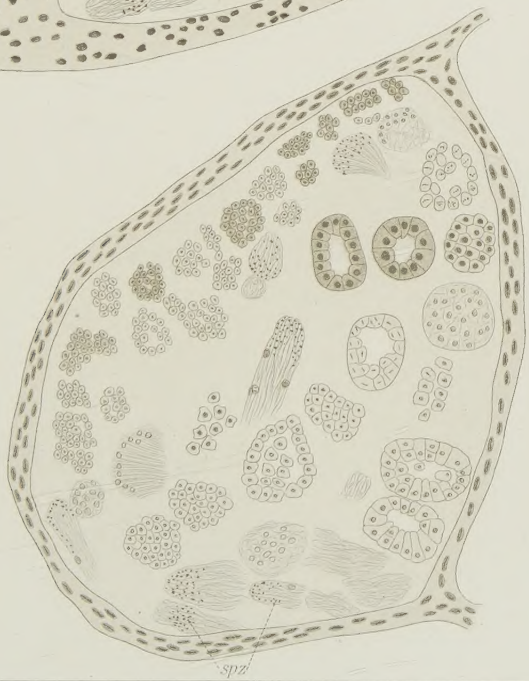

22
hh
sm
int
vd
hh
f


23
int
hh
n

26
spz

24
n
int
v


25
spz


27
spz